

**Hugh Boyd**  
(editor)

# **Population modelling and management of Snow Geese**

**Occasional Paper  
Number 102  
Canadian Wildlife Service**



**Canada**



**Environment  
Canada**

**Environnement  
Canada**

**Canadian Wildlife  
Service**

**Service canadien  
de la faune**

# **Canadian Wildlife Service**

## ***Occasional Papers***

*Occasional Papers* report the peer-reviewed results of original research carried out by members of the Canadian Wildlife Service or supported by the Canadian Wildlife Service.

## **Editorial Board**

C.D. Ankney  
University of Western Ontario

David Cairns  
Fisheries and Oceans Canada

Fred Cooke  
Simon Fraser University

A.W. Diamond  
University of New Brunswick

Charles J. Henny  
U.S. Geological Survey

Raymond McNeill  
Université de Montréal

Ross J. Norstrom  
Canadian Wildlife Service

David Peakall  
King's College London  
University of London

Austin Reed  
Canadian Wildlife Service

Harold Welch  
Northwater Consultants

## **Managing Editors**

Hugh Boyd  
Canadian Wildlife Service

Erica H. Dunn  
Canadian Wildlife Service

Patricia Logan  
Canadian Wildlife Service

## **The Canadian Wildlife Service**

The Canadian Wildlife Service of Environment Canada handles wildlife matters that are the responsibility of the Canadian government. These include protection and management of migratory birds as well as nationally significant wildlife habitat. Other responsibilities are endangered species, control of international trade in endangered species, and research on wildlife issues of national importance. The service cooperates with the provinces, territories, Parks Canada, and other federal agencies in wildlife research and management.

For more information about the Canadian Wildlife Service or its other publications, please contact:

Publications  
Canadian Wildlife Service  
Environment Canada  
Ottawa, Ontario K1A 0H3  
(819) 997-1095  
(819) 997-2756 (fax)  
[cws-scf@ec.gc.ca](mailto:cws-scf@ec.gc.ca)  
<http://www.cws-scf.ec.gc.ca>

**Hugh Boyd**  
(editor)

**Population modelling and  
management of Snow Geese**

**Occasional Paper  
Number 102  
Canadian Wildlife Service**

Également disponible en français sous le titre  
*Modélisation et gestion de la population d'Oies des neiges*,  
Service canadien de la faune, Publication hors série n° 102.

Published by Authority of the  
Minister of Environment  
Canadian Wildlife Service

© Minister of Public Works and Government  
Services Canada, 2000  
Catalogue No. CW69-1/102E  
ISBN 0-662-28363-5  
ISSN 0576-6370

**Canadian Cataloguing in Publication Data**

Main entry under title:

Population modelling and management of snow geese

(Occasional paper, ISSN 0576-6370; no. 102)

Issued also in French under title: Modélisation et gestion de  
la population d'Oies des neiges.

Includes bibliographical references.

ISBN 0-662-28363-5

Cat. no. CW69-1/102E

1. Snow goose — Arctic regions.

2. Ecosystem management — Arctic regions

I. Boyd, H.

II. Canadian Wildlife Service.

III. Series: Occasional Paper (Canadian Wildlife Service);  
no. 102.



## Contents

Foreword	4
The relative impact of a spring hunt on Snow Goose population dynamics <i>C.M. Francis</i>	6
Impact of hunting on population growth of mid-continent Lesser Snow Geese <i>F. Cooke, C.M. Francis, E.G. Cooch, and R. Alisauskas</i>	17
Snow Geese: Can we pay down the mortgage? <i>R.F. Rockwell and C.D. Ankney</i>	32

## Foreword

This Occasional Paper is unusual in consisting of three separate but related papers. The analysis by Dr. Charles Francis of the relative impact of hunting in the spring, compared with the conventional hunting seasons in fall and winter, was originally commissioned for the purpose of improving managerial understanding of the impact of spring hunting by indigenous peoples in northern Canada. This updated version is immediately relevant to the questions addressed in the other two papers.

The paper by Cooke et al. is a greatly revised and expanded version of one read by Professor Cooke at an international meeting on goose management held in Zwolle, Netherlands, in November 1997. In it, Cooke commented on the model and the choice of parameters that had been used by Rockwell et al. (1997) in a paper published in *Arctic ecosystems in peril* (Batt 1997), which provided the underpinning for the argument in that report that a great increase in the hunting kill of mid-continent Lesser Snow Geese *Anser caerulescens caerulescens* (hereafter referred to as Snow Geese) was required first to slow down and then to reverse the rapid and sustained increase in the numbers of those geese. The chief purpose of such a reduction was to end the locally severe damage being inflicted by the geese on the vegetation of coastal wetlands along the west side of Hudson Bay.

Cooke argued that, although the model used by Rockwell et al. (1997) was basically sound, they had used obsolete or erroneous values for some of the key parameters. He showed that if updated values were used, the estimated numbers of adult geese that it would be necessary to remove from the population in order to end its growth might be much larger than Rockwell et al. (1997) had suggested.

Having heard Cooke's paper, I thought it would be of value to publish it, after peer review, so that administrators and biologists in the relevant regions of Canada and the United States could consider the practical implications of the widely different alternative projections being put forward. I also encouraged further debate between Rockwell and Cooke and their associates, in the belief that it might help to clarify the issues.

Meanwhile, the recommendations by Batt (1997) have been adopted, after extensive consultations, by the Canadian and U.S. regulatory agencies, have survived a

Canadian court challenge, and began to be given effect in the spring of 1999. (Scientific peer review and administrative processes rarely work in synchrony.) In addition to asking Professor Ankney to act as a referee, I offered Dr. Rockwell the opportunity to counter Cooke's claims. It is unorthodox to see an author and a referee collaborating in writing a response to criticisms of the paper that started this controversy. But I believe that it may be useful, to regulators and managers, as well as to scientists, to set out the alternative views. The debate here hinges on biologists' judgments about the merits of different values of key parameters in a population model. Their choices cannot be strictly "objective," because everyone brings different biases with them, depending on their experiences and beliefs. This is why it is necessary to canvass a wide variety of scientists, as well as other "interested parties," before making major decisions.

The importance of this particular case is that a major change in regulations — the authorization of spring shooting by nonnative hunters — was reintroduced, after more than 80 years, on the basis of results from a population model that contained some unreliable estimates. Rockwell and Ankney now claim that their revised target number of geese that must be shot in order to end the population increase is well within reach, after the changes in regulations that have already been put in place in the United States, where there has been a resurgence of interest in waterfowl in the last five years, quite apart from the special case of Snow Geese. However, Cooke et al., without commenting on the feasibility of achieving the goal, caution that, because of uncertainties in the best available estimates of population parameters for Snow Geese, the required harvest could still be up to twice as high as the revised numbers now accepted by Rockwell and Ankney. It must be several years before the outcomes of the general and the specific changes in regulations can be assessed with confidence.

This is a most unusual case, involving a decision to reduce the size of an animal population, not because of any detrimental effects on human economic interests,<sup>1</sup> but in order to protect an Arctic ecosystem, in which there had hitherto been no wide public interest. Far more often, the concern of conservation agencies and groups, within and outside governments, is to ensure the preservation of

<sup>1</sup> But note that attempts to increase the kill of Greater Snow Geese *Anser caerulescens atlanticus* in Quebec are intended to reduce their damage to agricultural crops in spring, not their damage to Arctic ecosystems.

threatened species or populations of animals or plants, especially those of which many people happen to have become aware. In that context, the technique called "population viability analysis" has become fashionable in several countries. That approach, like the one dealt with here, asks regulators to make decisions based on the use of population models. What emerges from the papers presented here is that there are considerable risks in making any management decision that relies on a single choice among many possible numerical solutions derived from such models. The decision-making process should always involve careful peer review of recommendations derived from the products of modelling before any important decisions are made. If this collection of papers increases awareness of the need for caution, it will have been useful.

Many other considerations in addition to scientific ones are involved in environmental policy making and decision making. Scientists can play their parts by providing the best available information and advice. That will rarely be as complete and reliable as they would wish, but making a "best guess" is much better than remaining aloof because perfection has not been achieved.

#### **Literature cited**

- Batt, B.D.J. (ed.). 1997.** Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Arctic Goose Joint Venture Special Publication, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Rockwell, R.F.; Cooch, E.G.; Brault, S. 1997.** Dynamics of the mid-continent population of Lesser Snow Geese: projected impacts of reductions in survival and fertility on population growth rates. Pages 73–100 in B.D.J. Batt (ed.), Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Arctic Goose Joint Venture Special Publication, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.

Hugh Boyd  
Ottawa, Ontario  
November 1999

# The relative impact of a spring hunt on Snow Goose population dynamics

Charles M. Francis

Bird Studies Canada, P.O. Box 160, Port Rowan, Ontario, Canada N0E 1M0

## Abstract

Interest in the effect of spring hunting on goose population dynamics has arisen recently in two quite different contexts: measuring the impact of spring harvests by aboriginal hunters, and predicting the potential for using spring harvest to control populations. I developed a matrix-based population model to quantify the relative impact of spring versus autumn harvests on the population dynamics of Lesser Snow Geese *Anser caerulescens caerulescens* nesting around the Hudson Bay lowlands. Key parameters affecting the conclusions of the model were the relative vulnerability of young and adults in each season and the proportion of adults losing mates in spring that subsequently fail to breed or have reduced breeding success. With a range of assumptions about these parameters, the estimated impact of a spring harvest was between 1.1 and 1.5 times the impact of shooting the same number of birds in early autumn. The relative impact would be greater if the spring harvest were directed at breeding adults and reduced if it were directed at young geese. If it becomes necessary to set quotas for aboriginal hunters, these results can be used to apportion the harvest between spring and autumn. These results can also be used, in conjunction with estimates of the likely success rates of hunters, to predict the value of spring harvest as a tool to control goose populations. If such a harvest is planned, additional research is needed to determine the relative vulnerability of young and adults in spring, as well as the effects of mate loss in spring on breeding success.

## 1. Introduction

The nonaboriginal hunting season for waterfowl in North America is currently restricted to autumn and early winter by the Migratory Birds Convention, 1916. This timing was selected because the numbers of full-grown birds, assuming a successful breeding season, are at a maximum then, with many young birds available for harvest. Some birds harvested in autumn would otherwise have died of natural causes before the next breeding season. In addition, some species of waterfowl appear to show compensatory mortality, such that nonhunting mortality rates are reduced as a result of hunting mortality (Nichols 1991b). Finally, the likelihood of disrupting future breeding through breaking up pair bonds or disturbing feeding birds will be minimal at this time.

Recently, interest in a spring hunt for certain populations of Arctic-nesting geese has arisen in two quite different contexts. The first involves subsistence harvest in spring by aboriginal peoples in Canada. In this case, there is concern that spring harvest could have adverse impacts on some populations of geese, such as Canada Geese *Branta canadensis* nesting in northern Quebec, which appear to have declined recently (Canadian Wildlife Service Waterfowl Committee 1998).

The second involves a spring hunt as part of an effort to reduce the size of certain populations of geese, particularly the mid-continent population of Lesser Snow Geese *Anser caerulescens caerulescens* (hereafter called Snow Geese). This population has grown severalfold over the past few decades and is now severely damaging areas of the Arctic salt-marsh ecosystem (Abraham and Jefferies 1997). Recent calculations indicate that a large increase in the harvest would be required to reduce the population to acceptable levels within a reasonable time period (Cooke et al., this volume). Because it is unlikely that such an increase could be achieved within current regulatory frameworks, several measures have been suggested to increase the harvest. These include allowing a spring harvest. If spring hunting has a proportionately greater impact on population growth, then fewer birds would need to be harvested in spring than in fall to achieve the same reduction in population growth.

It is important to estimate quantitatively the effect of spring hunting on goose population dynamics, in order to make wise decisions about the use of a spring hunt as a management tool. For example, a spring hunt of Snow Geese to reduce population size may be more readily justified if it, in conjunction with other planned control measures, has a high likelihood of reducing the number of geese to the point that habitats are no longer being damaged. With respect to aboriginal harvest, if it became necessary to set quotas, differences in the impact of harvests in different seasons could be used to apportion the harvest between seasons.

Most analyses of the impact of hunting on waterfowl populations have been based on the relatively well monitored nonaboriginal hunt in autumn and winter. Thus, one way to estimate the impact of a spring harvest is to compare its impact with that of an autumn harvest. This can be done by using population models to estimate the impact of shooting one bird in spring relative to that of shooting one bird in autumn. If there were no difference between a spring and an autumn hunt, then models could be based on total numbers of

birds harvested, without consideration of when they were harvested. If shooting a bird in spring had twice the impact of shooting a bird in autumn, then twice as many birds could be harvested in autumn than in spring for a given impact on population growth rate.

There are several factors that could influence the relative impact of spring and autumn hunting. As noted above, some waterfowl species appear to show compensatory mortality, in that natural mortality is lower in years of higher hunting mortality (Nichols 1991b). If this occurs because of density-dependent mechanisms on the wintering grounds, or if most natural mortality occurs during winter, then a spring hunt would lead to less compensatory reduction in natural mortality than an autumn hunt. Quantifying this effect would require detailed knowledge of mechanisms and timing of compensatory mortality. These are currently not understood for any waterfowl species (Nichols 1991b). For most populations of geese that have been studied, however, hunting mortality appears to be largely additive to other forms of mortality, with no evidence of compensatory mortality (Francis et al. 1992a; Rexstad 1992). Thus, in this paper, I shall assume strictly additive mortality.

A second factor that differs between spring and autumn is population size, which is lower in spring because of mortality, both hunting and natural, during winter. Thus, one goose in spring is a greater proportion of the population than a goose in autumn, and killing a fixed number of geese in spring represents a higher kill rate than killing the same number in autumn. With respect to mortality due to hunting, the last bird shot in a particular season is a greater proportion of the remaining population than the first, but this is not a seasonal effect (it would apply equally if all the harvest was on the same day). To evaluate seasonal effects, *per se*, it is only appropriate to consider seasonal declines in numbers associated with natural mortality.

A third factor that could differ between the seasons is the relative vulnerability of age classes. In autumn, at least in the nonnative hunt, young geese are killed disproportionately. This is presumably because they are less wary and less skilled at avoiding hunters, although selection by hunters of young birds (which may be preferred for eating) could be involved. By spring, surviving young birds may have become more wary, reducing their vulnerability relative to adults. Alternatively, if young birds have become independent from their parents, they may again become more vulnerable, but probably less so than in autumn. For long-lived species such as geese, which do not breed until they are two or more years old, shooting a young bird has substantially less impact on population growth than shooting a breeding adult, regardless of time of year.

Finally, hunting has indirect consequences, such as disruption of social groups and feeding, which could have a greater impact in spring than in autumn. Geese pair for life, with most pair formation apparently occurring in winter and early on spring migration (Cooke et al. 1975). Females losing mates in spring may fail to breed or may have reduced nesting success that year, because of failure to find a new mate or nesting with an inexperienced partner. Disturbances associated with hunting could affect the ability of birds to feed and store nutrient reserves. Insufficient nutrient reserves could increase vulnerability to other forms of mortality at any time of year. In spring, reduced nutrient reserves could affect reproductive output, especially because geese may be

dependent on stored nutrients for breeding (Ankney and MacInnes 1978).

The most conclusive way to evaluate different harvest regimes would be to alter experimentally the harvest patterns and measure the response of the population. Such an approach would simultaneously integrate all factors and lead to rigorous testing of hypotheses about population dynamics (Nichols 1991a). However, such an approach has several disadvantages. First, it would be highly disruptive to the current harvest and may be socially unacceptable. Second, production of young by Arctic-nesting waterfowl varies considerably from year to year owing to weather and other variables, so that any experiment would need to be run for several years to evaluate different conditions. Finally, it is difficult to measure either population size or survival rates with much precision, so, again, many years would be required to detect the effects of an experiment. Over a period of several years, many uncontrolled factors may change, obscuring the results of the experiment. Furthermore, if the effects were detrimental, much damage might be done before it was detected.

For these reasons, it is both necessary and appropriate to use models to estimate the effects of different harvest regimes on population growth. Even if an experiment were contemplated, it would be wise to use models to predict the potential impact, as an aid to experimental design. In this paper, I develop a general method for estimating the relative impact of harvests at different times of year on populations, using stage-based matrix population modelling techniques (Caswell 1989). I then use this approach to model harvests based on data from the population of Snow Geese nesting around the Hudson Bay lowlands. This species was chosen for three reasons. First, it is the species for which there is a particular concern about overpopulation. Second, it forms a substantial proportion of the waterfowl harvest for many aboriginal people in northern Quebec and Ontario, particularly Cree living along the shores of James Bay (Boyd 1977; Prevett et al. 1983; Wesley 1993). Finally, relatively good data are available on demographic parameters such as production rate and survival rate, particularly from the pioneering studies of Graham Cooch (1958, 1961) at colonies on Baffin and Southampton islands and the long-term studies of Fred Cooke and his associates at La Pérouse Bay (LPB) in Manitoba (Cooch et al. 1989, 1991; Francis et al. 1992a,b; Rockwell et al. 1993; Cooke et al. 1995).

Before developing a model, it is important to consider the definitions of a spring hunt and an autumn hunt. With respect to aboriginal hunting on northern staging areas, these differences are clear, because autumn is limited to August to mid-October, and spring to April to June. For the non-aboriginal hunt, the "autumn" season actually extends through winter, with dates ranging from September through 10 March, although the precise dates of the season vary among localities. For modelling purposes, I have contrasted a hunt that takes place on 1 September with a hunt that takes place on 1 May. This approximates differences between the autumn and spring hunts by aboriginal peoples and estimates the maximum seasonal differences. The difference between a spring hunt in April and a hunt in early March at the end of the current nonaboriginal season would be substantially less. I consider this more in the discussion.

In this paper, I highlight parameters that have a strong effect on the model and indicate areas for which more data are required to refine the models. To the extent that



demographic parameters are similar, the results are likely to be directly relevant to Canada Geese, the other species that is particularly important in the harvest by aboriginal people around James Bay and Hudson Bay. The models could readily be adapted to accommodate differences in demography for other species of geese, although developing similar models for ducks would require addressing the issue of compensatory mortality.

## 2. Methods

Population dynamics were modelled using stage-classified matrix methods (Caswell 1989), with a one-year projection interval, reflecting the annual breeding cycle of geese. Birds were grouped into five classes based on their age on 1 September, with the final stage representing birds four years or older. The census date was chosen to reflect the population available for harvest at the beginning of the season, but the same results would have been obtained with any other projection date, provided the parameters were adjusted accordingly. Survival rates differ for goslings, yearlings, and older birds, but do not differ measurably with age beyond the second year (Francis et al. 1992b). Snow Geese do not breed until they are at least two years old, and the proportion of female geese breeding and the mean number of young they raise to fledging increase until their fifth summer (Rockwell et al. 1993). For geese at LPB, productivity declined for older birds, but it is unclear whether this was due to physiological factors or was a consequence of use of traditional nesting areas that have been degraded as a result of rapid colony growth and consequent overgrazing (Rockwell et al. 1993). Because it may not be valid to generalize the results to other colonies, I have simplified the model by assuming that productivity remains constant after the fifth summer and used a mean value for older birds.

To estimate the impact of spring and autumn harvests, I set up a model in which a harvest took place either in early September or in early May. Assuming that hunting mortality is largely additive to other forms of mortality in geese (Francis et al. 1992a; Rexstad 1992), I modelled annual survival ( $S$ ) for age class  $i$  with the equations

$$S^i = (1 - H^i_{\text{autumn}}) \times (1 - M^i_{\text{winter}}) \times (1 - M^i_{\text{summer}})$$

for the autumn harvest and

$$S^i = [(1 - M^i_{\text{winter}}) - H^i_{\text{spring}}] \times (1 - M^i_{\text{summer}})$$

for the spring harvest, where  $M^i_{\text{winter}}$  represents natural mortality from 1 September to 30 April,  $M^i_{\text{summer}}$  represents natural mortality from 1 May through 31 August, and  $H^i_{\text{autumn}}$  and  $H^i_{\text{spring}}$  represent the harvest rate in autumn and the following spring, respectively. Both harvest rates are expressed as a proportion of the starting population at the end of August, so that they can be compared directly in terms of number of birds harvested. The difference between the two harvests is that, by the time the spring hunt takes place, the population has already been reduced by overwinter mortality.

The total harvest at each time of year was apportioned among age classes based on estimates of the relative vulnerability and abundance of each age class at the time of harvest. Band recovery data (mainly from nonaboriginal hunters) from various colonies around Hudson Bay indicate that

young birds are 2–3 times more vulnerable than adults in early autumn, although the difference is lower later in the season (Francis et al. 1992b). Anecdotal data suggest that the difference between age classes may be less in the aboriginal hunt (Cooch 1953). To evaluate the consequences of this type of variation, I modelled vulnerability of young as ranging from one to three times that of adults in autumn.

Few data are available on the relative vulnerability of young birds in spring, because the aboriginal hunt has not been closely monitored, and a nonaboriginal hunt has not been allowed. Thus, it was necessary to simulate various possibilities. First-year birds are likely to be less vulnerable than in autumn, having survived exposure to extensive hunting through one season. Francis et al. (1992b) found that harvest rates of young and older birds banded in late winter in Louisiana were similar. However, if young birds are no longer accompanying their parents, they may become more vulnerable by late spring. If young birds differ from adults in staging areas, migration timing, or migration routes, then their vulnerability may differ among hunting areas. To cover the range of possibilities, I modelled vulnerability of young as ranging from one to three times that of adults in spring. Finally, for comparison, I considered the cases where only young, or only adults, were harvested in either season. I assumed that there was no variation in relative vulnerability to hunters with age after the first year.

Age-specific survival rates were derived from the analyses of Francis et al. (1992a,b). Mean annual adult survival between 1970 and 1988 at LPB was about 0.83, but it increased significantly from 0.78 to 0.88 during this period (Francis et al. 1992a). This change was due to a large increase in the Snow Goose population, without a corresponding increase in the number of geese being shot, which led to a decrease in the proportion shot (Francis et al. 1992a; Cooke et al., this volume). Adult survival rates in the absence of nonaboriginal hunting were estimated at about 0.92 from the intercept of a regression of recovery rates on survival, which corresponds to a mortality rate of 0.08. Because most geese from this colony do not migrate south through James Bay (Francis and Cooke 1992a), where a substantial aboriginal hunt takes place, this 8% mortality represents mostly natural mortality. The extent of annual variation in non-hunting mortality is unknown, because high sampling errors of the adult survival estimates obscured any underlying variation beyond the long-term increase.

Mean annual survival of young from LPB banded in late July, shortly before fledging, was about 0.42 over the period 1970–1988, with a long-term decline from 0.57 to 0.35 (Francis et al. 1992a). Yearly variation in first-year survival was large relative to sampling variation. Independent estimates of first-year survival based on recaptures and recoveries showed close similarities (Francis and Cooke 1993), confirming that the variation was well measured and not due to sampling error. Variation in first-year survival at other colonies, particularly northern colonies, was even greater, with survival postfledging ranging from 0.07 to 0.70 (Francis et al. 1992b). The proportion of mortality due to nonaboriginal hunting was estimated from the recovery rate, on the assumption that recoveries represented about one-third of geese killed by hunters (Martinson and McCann 1966; Cooke et al., this volume).

The seasonal distribution of natural mortality is an important component of the model. Little is known about the

timing of natural mortality in geese. Potential causes of natural mortality include stress during migration (Owen and Black 1991), winter and early spring die-offs as a result of disease (e.g., cholera), and starvation on the breeding grounds or elsewhere (Ankney 1975). Mortality of young was greatest in years when nesting was late and growth rates were slow and was inversely related to hunting kill (Francis et al. 1992a,b). This suggests that most mortality occurred after the geese were banded, but before the start of the hunting season, presumably on the breeding grounds or early in the autumn migration. For modelling purposes, I assumed that this pre-season mortality occurred in August and averaged 25%. Because this mortality occurs before the model anniversary date (31 August), it becomes a component of productivity. Varying this parameter has the same effect as varying other productivity parameters in the model. Natural mortality of adults and of young after August was assumed to be uniformly distributed throughout the year, resulting in two-thirds of mortality taking place between 1 September and 1 May. I assumed that natural mortality of young after August averaged 25% and that of adults averaged 8%, based on long-term averages at LPB. However, I also tested the consequences of varying these parameters over a range of values.

Recovery rates (an index of mortality due to hunting) and overall mortality rates of yearlings were both slightly higher than those of adults, but the difference could not be measured with precision (Francis et al. 1992b). As an approximation to observed values, I assumed that survival rates of yearlings were about 5% lower than those of adults.

Mean age-specific reproductive rates of Snow Geese were based on the expected brood size at fledging for each age class estimated by Rockwell et al. (1993: Fig. 5), multiplied by 0.5 to allow for the fact that only females produce young. Their analyses did not include geese that do not breed or that fail very early in breeding. These parameters vary with age, because younger birds are less likely to breed than adults. The relative breeding propensity of different age classes can be estimated from the age-specific capture probabilities of geese at banding in late July or early August. Non-breeders usually leave the colony on a moult migration before banding, so that most birds captured are likely to have bred. I used program SURGE4 (Lebreton et al. 1992) to estimate mean age-specific capture probabilities for two-year-old, three-year-old, and older females at 0.13, 0.26, and 0.30, respectively (unpubl. data). Yearlings were almost never captured, as they do not breed. The difference between capture probabilities of younger and older birds can be assumed proportional to their breeding probabilities (Clobert et al. 1994). Thus, the breeding probability for two-year-old geese, relative to adults, is  $0.13/0.30 = 0.43$ , and for three-year-old geese,  $0.26/0.30 = 0.87$ . Determining the absolute proportion of breeders requires an estimate of the proportion of older birds that breed. I assumed this to be about 0.90, although the precise figure is not known. Varying this parameter affects the total number of young produced in exactly the same manner as varying the proportion of young birds that survive postfledging (i.e., through to the beginning of September), so it was not tested separately.

Snow Geese select mates in wintering areas or in early spring, when populations from many different colonies are mixed (Cooke et al. 1975). If early pair formation is important to successful breeding, some birds losing mates

during a spring harvest may fail to breed. To model this, I adjusted the total production of young for age class  $i$  by  $(1 - P_{\text{fail}} \times H_{\text{spring}})$ , where  $P_{\text{fail}}$  represents the proportion of birds that fail to breed as a result of mate loss. I varied  $P_{\text{fail}}$  from 0 to 1 to cover all possibilities. This equation assumes that fates of pair members are independent and will overestimate the impact of mate loss if there is a tendency for both birds to be shot together.

Within the model, total production of young by individuals in a particular age class was calculated as the product of their survival rate to the following summer, the probability that they breed (remembering that they will have graduated to the next age class), the number of young produced per breeding attempt, and the survival rate of those young to the end of August.

For most analyses, I used deterministic models, for which the asymptotic growth rate was measured by the dominant eigenvalue ( $\lambda$ ) of the projection matrix. This is a measure of what the growth rate would be if the population were at a stable age distribution. Because the equations were nonlinear (harvest rates of each age class depend upon the age distribution at that time because of differences in vulnerability), growth rates were calculated iteratively by repeated matrix multiplication. The relationship between the spring and autumn harvest was evaluated by determining the population growth rate, assuming that all of the harvest occurred in autumn, and then iteratively finding the harvest rate that would allow the same population growth rate if all harvest occurred in spring. I simulated autumn harvest rates ranging from 1% to 20%, but the model proved not to be very sensitive to this parameter, so it was not considered further.

Extreme variability in reproductive and survival rates of Snow Geese (Cooch et al. 1989; Francis et al. 1992a) prevents them from reaching a stable age distribution. To test whether models that incorporate this variation would affect the conclusions, I also used stochastic models, in which survival rates were randomly selected from a range of values with a fixed mean. The same set of random values was used to estimate first the effect of the autumn harvest, then the effect of the spring harvest. This was repeated 10 000 times for each combination of variables. I also used this approach to determine how productivity of young influenced the relative impact of spring and autumn harvests.

For all models, the relative impact of the spring harvest was defined as the ratio of autumn to spring harvest that produced the same growth rate. Because these rates are measured relative to the same starting point (the population on 31 August), this ratio represents the number of birds that could have been harvested in autumn for the same average impact on population dynamics as harvesting one bird in spring. I measured effects in terms of numbers of birds, because that is the variable most readily measured by monitoring programs and also most relevant to a hunter. All models were implemented with a C++ program developed for this purpose.

### 3. Results

#### 3.1 Model validation

Estimated population growth rate using mean parameters, including mean harvest rates, from LPB was about 7.4% per year ( $\lambda = 1.074$ ). This represents a 4.5-fold increase in

population size over 20 years, which is consistent with the observed increase in the colony at LPB from about 2000 to 8000–9000 pairs between 1968 and 1988 (Cooch and Cooke 1991). This provides some reassurance that the basic population model is reasonable, despite uncertainties in several parameters. Both adult and first-year survival rates changed dramatically between 1970 and 1988, with an increase in the former and a decrease in the latter (Francis et al. 1992a). I simulated the effects of these changes, assuming the changes were strictly linear, with slopes as determined by Francis et al. (1992a) and found that changes in adult and first-year survival have roughly balanced each other and had little effect on population growth rates.

Rockwell et al. (1997) developed a similar model, also using data from LPB, and calculated a value for  $\lambda$  of 1.11. The parameter estimates they used differed in several respects from the ones I used; the most important difference was that they used reproductive values from the 1970s, when they were high, and adult survival rates from the mid-1980s, when they were high. In my models, I used the mid-value for each. In any case, both estimates of growth rate are higher than estimates for the mid-continent population of Snow Geese, which suggest a  $\lambda$  of 1.05–1.06 (Cooke et al., this volume). Differences among colonies are expected because of differences in productivity (e.g., northern colonies have more variable productivity [Francis et al. 1992b] and likely have lower mean values), as well as different hunting mortality owing to different migration routes (Francis and Cooke 1992b). Because LPB is a relatively small colony, its dynamics will have less influence on the mean for the mid-continent population than will those of other colonies.

Fortunately, population growth rate has little effect on estimates of the relative impact of spring harvest. For example, altering mean reproductive parameters or harvest rates to change the population growth rate from +6% per year to -1.3% per year has less than a 1% effect on the difference between spring and autumn harvests. This suggests that, despite differences in growth rate among colonies, population parameters from LPB should provide a reasonable basis for estimating the effects of a spring harvest on Snow Geese in general.

### 3.2 Relative impact of a spring harvest

Differences in the impact of spring and autumn harvests arise for three main reasons. First, the population has been reduced by natural mortality, so that a bird shot in spring represents a higher proportion of the remaining population and hence a higher harvest rate. Second, the relative vulnerability of young may differ in spring and autumn, which affects the age ratio in the harvest. Because shooting adults has a greater effect on population dynamics than shooting young, changes in the age ratio between seasons influence the impact of hunting in each season. Third, birds losing mates in spring may be less likely to nest successfully, either because they fail to mate or because of reduced productivity with a new mate.

Because some of these parameters either are likely to vary with circumstances or are unknown, I modelled a range of possible values for each. In the Discussion, I consider values of these parameters that are likely to be relevant with respect to both the aboriginal and a nonaboriginal spring hunt.

To estimate effects due to natural mortality during winter, I first considered a scenario in which the harvest is restricted to a single age class (adults or young). For adults, if natural mortality varies from 4% to 14%, the relative impact of a spring harvest changes from about 1.04 to 1.12. Assuming a natural mortality rate of 8% per year, as was estimated for LPB, the spring harvest has a relative impact of 1.067. In other words, for a given impact on population dynamics, 6.7% more geese could be shot if all harvest occurred in early autumn than if all harvest took place in spring. For young geese, if natural mortality (after 1 September) varies from 0.10 to 0.40, the relative impact of a spring harvest ranges from 1.07 to 1.40. Assuming a natural mortality rate of 25% per year, the relative impact is 1.21. The natural mortality rate for young geese during this period is difficult to estimate, because no data are available on the proportion of natural mortality occurring after the start of the hunting season. Francis et al. (1992a,b) inferred that most natural mortality occurred before hunting begins, so 25% mortality afterwards may be a high estimate. Nevertheless, in this paper, I assume that natural mortality is 8% per year for adults and 25% per year (after immediate postfledging mortality) for young. If natural mortality, especially of young, is lower, the relative impact of a spring harvest will be less than estimated.

With these values, if harvest were evenly distributed between age classes relative to their abundance in each season (i.e., young and adults were equally likely to be shot), the relative impact of a spring harvest is 1.09. This is close to the effect of shooting only adults, because the overall impact of harvesting adults on population dynamics is much greater than the impact of harvesting young.

### 3.3 Effect of changing age ratio in the harvest

Although the difference between a spring and an autumn harvest is intrinsically small, differences between seasons in the relative vulnerability of young and adults can have a bigger effect on the impact of each harvest (Fig. 1). At one extreme, if the spring harvest is entirely of young (Fig. 1, bottom line), it will always have less impact than an autumn harvest (values less than 1.0), unless the autumn harvest is also mainly young. For this model, shooting a young bird in spring has about 0.6 times the impact of shooting an adult in autumn, but 1.2 times the impact of shooting a young bird in autumn. At the other extreme, if only adults are harvested in spring (Fig. 1, top line), the spring harvest will always have a greater impact. The impact of shooting an adult in spring is about 2.3 times that of shooting a young bird in autumn, but only 1.07 times the impact of shooting an adult in autumn. If the autumn harvest were all adults, it would have a greater impact than a spring harvest that includes even a moderate number of young. If young are 2–3 times more vulnerable than adults in autumn (consistent with data for the autumn nonaboriginal hunt) but are as vulnerable as adults in spring, the relative impact would be between 1.22 and 1.32.

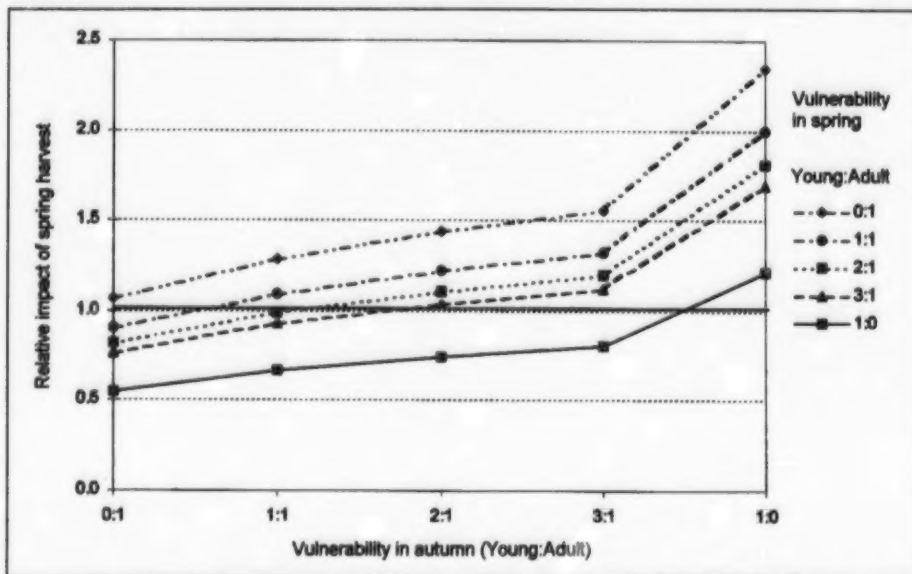
### 3.4 Effect of mate loss

The estimated impact of a spring harvest is substantially increased if geese that lose mates in spring do not nest successfully that year (Fig. 2). If young and adults were



Figure 1

Impact of harvesting Snow Geese in spring relative to harvesting an equivalent number of birds in autumn in relation to the relative vulnerability of young and adults in each season. The ratio of 0:1 represents harvesting only adults in spring (top line) or in autumn (left edge). The ratio of 1:0 represents harvesting only young in spring (bottom line) or in autumn (right edge).



equally vulnerable in autumn and in spring, the relative impact of a spring harvest would be increased from 1.09 to 1.26 if all geese that lost mates during the spring hunt failed to breed. If young are twice as vulnerable in autumn but equally vulnerable in spring, the impact ranges from 1.22 to 1.41 (Fig. 2). Few data are available on which to base an estimate of this proportion. Martin et al. (1985) found that female Snow Geese widowed just before nesting were unable to acquire nest sites or initiate nesting. This indicates that unpaired birds, even if they could potentially obtain copulations, are unlikely to nest. Although Snow Geese are believed to mate mainly during winter or in early spring (Cooke et al. 1975), three-bird chases, which are usually associated with pair formation, have been observed throughout the spring, including shortly after arrival on the breeding grounds (F.G. Cooch, pers. commun.). If similar numbers of females and males lose mates in a spring hunt, it is probable that many could pair again. Also, females losing mates on spring migration could potentially pair with younger males that might not otherwise have bred. Because Snow Goose pairs travel together on spring migration and are vulnerable to being shot together, the models may overestimate the proportion of widowed birds. Thus, although a spring hunt, especially late in spring, is likely to have some effect on nesting success, it may not cause greater than a 50% reduction in breeding success of widowed birds. In this case, the relative impact of a spring hunt, assuming young are 2-3 times more vulnerable than adults in autumn, but not in spring, becomes 1.32-1.42.

### 3.5 Effect of annual variation in productivity

The preceding estimates were based upon deterministic models that assumed that demographic parameters do not change over time. I also estimated the impact of a spring

harvest using stochastic models, with similar mean values, but considerable yearly variation in the actual parameters. The basic conclusions were the same as just presented, with the relative impact of a spring harvest little affected by the variance, so I have not presented details of the simulations.

I also used stochastic models to examine the effect of annual variation in production of young on the relative impact of the spring harvest. I ran 10 000 simulations, with mortality of young over August averaging 25%, but ranging from 0% (representing high breeding success) to 100% (representing total nesting failure). The age structure of the population varied with production of young. I then compared the average impact of spring harvest each year relative to breeding success in the preceding and following nesting seasons.

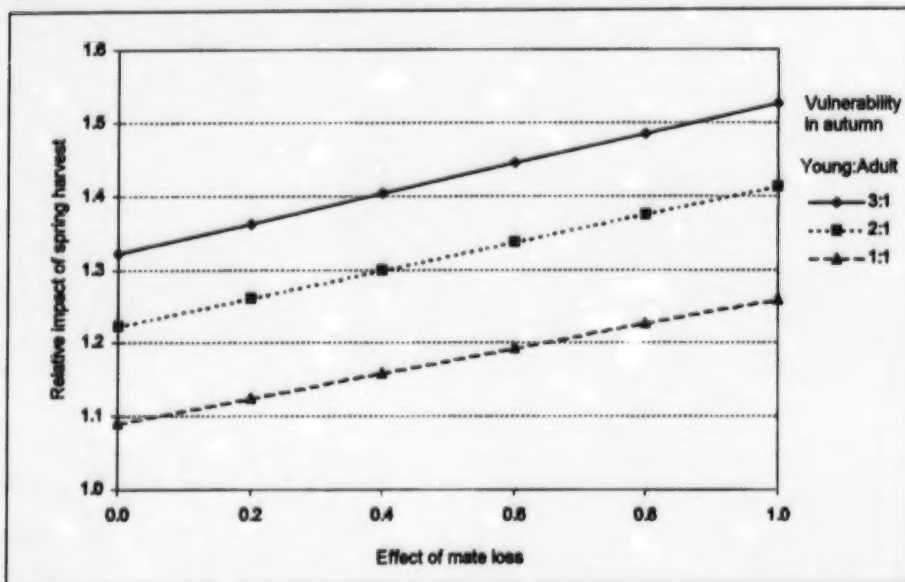
The effect of spring harvest was more similar to that of autumn harvest after seasons of poor productivity. This was because there were few young in the population, so that most birds shot in either season were adults. Similarly, the difference between a spring and an autumn harvest was reduced if there was poor productivity in the following season. This was because the relative difference between adults and young was reduced if most birds failed to breed in the following season. Of course, the impact of hunting on the population, regardless of season, is more significant preceding or following a poor breeding season, because few young are produced to replace birds that are shot.

## 4. Discussion

These models indicate that seasonal effects alone lead to relatively little difference in the impact of killing a bird in spring (1 May) versus early autumn (1 September). For adults, assuming 8% annual mortality from natural causes, the difference was 7%, indicating that 7% more adults can be

Figure 2

Impact of harvesting Snow Geese in spring relative to harvesting an equivalent number of birds in autumn in relation to the effect of mate loss on subsequent breeding success, where an effect of 0.0 indicates no effect (i.e., all females that lose mates pair again, with no loss of breeding success), whereas an effect of 1.0 means that all females that lose mates fail to breed that year. The top line assumes that young are three times as vulnerable, the middle twice as vulnerable, and the bottom equally vulnerable as adults in autumn. All lines assume that young and adults are equally vulnerable in spring.



harvested in autumn for the same impact on population growth. For young, the difference was larger, 20%, because of higher natural mortality after 1 September. These estimated differences represent extremes, because they assume an eight-month interval between the autumn and spring harvest. In fact, the current nonaboriginal hunt extends until 10 March, and an extension of that hunt into spring could start on 11 March. The intrinsic difference between a hunt in March and a hunt in April, owing to natural mortality alone, would be almost negligible.

Of much greater importance were changes in the relative vulnerability of adults and young over the year. Ignoring for the moment potential effects of mate loss, if adults and young were equally vulnerable throughout the year, the average impact of a spring harvest would be only about 9% greater than that of an autumn harvest. If young were 2–3 times more vulnerable than adults in autumn but of similar vulnerability in spring, the impact of a spring harvest would be 20–30% greater than that of an autumn harvest.

From the perspective of the nonaboriginal harvest, relatively high vulnerability of young in autumn is indicated by band recovery data. Francis et al. (1992b) showed that the mean recovery rate of young birds banded before the hunting season was about double that of adults. Assuming no difference in reporting rate by age class, this indicates a harvest rate at least twice that of adults. If there is moderate post-fledging mortality prior to the start of the hunting season, recovery rates of young birds banded on the breeding grounds, just before fledging, will underestimate their harvest rates. Thus, vulnerability of young probably averages more than twice that of adults.

Direct recoveries from banding at staging areas during the hunting season indicate that harvest rates for

young are about double those of adults throughout most of the season (Francis et al. 1992b). Recoveries of birds banded on wintering areas in Texas suggest continued higher vulnerability of young, but recoveries of birds banded in Louisiana indicate no difference in recoveries by age class. The Louisiana sample was generally banded slightly later in winter, although other factors are probably involved in differences between these areas. In any case, results from Louisiana are consistent with the suggestion that relative vulnerability of young is reduced by the end of the season.

Reductions in the relative vulnerability of young are also suggested by analyses of age ratio data from waterfowl harvest surveys. As part of these surveys, hunters are asked to submit tails for each goose that they have shot, which are then used to determine the age of the goose (Geissler 1990). I examined age ratios by month throughout the hunting season for all Snow Goose tails returned between 1962 and 1997 in the Central and Mississippi flyways ( $n = 67\ 000$ ). The estimated proportion of young in the harvest declined from 55% to 50% from September through November and then dropped to 42% in December, 32% in January, and 25% in February. The decline is substantially greater than expected based on reductions in the proportion of young available to be harvested (owing to both hunting and natural mortality). Some of the decline could be due to bias, if some young geese had completed a tail moult by February and were thus confounded with adults. The extent of this moult in young Snow Geese has not been studied, but it is unlikely to be sufficiently extensive to explain all of the seasonal change. The proportion of young in the harvest in February approaches the proportion that might be expected in the population at that time, although a more complex analysis, considering variation in productivity among colonies and among years, is

needed to confirm this. If this were the case, it would suggest that the vulnerabilities of young and adults were similar in spring.

A confounding factor in the analysis could be changes in the behaviour of birds in spring. During autumn and winter, young birds usually accompany their parents. If they become more independent in spring, their vulnerability may increase slightly. Furthermore, if they tend to flock or migrate separately from adults, this could also affect their vulnerability. For example, Francis et al. (1992b) found lower recovery rates of nonbreeding adults than of breeding adults and suggested that this could be due to differential migration (i.e., being harvested in different areas) or to the effects of accompanying young on the vulnerability of breeding adults. If young birds in spring migrate at different times than adults, the relative impact of a spring harvest could vary depending upon whether it coincided with passage of more young or more adult birds. Dave Ankney (pers. commun.) suggested that adult females, because of their need to gather sufficient nutrient reserves for feeding, could be less wary and hence more vulnerable.

Age ratios, and hence relative vulnerabilities, in the aboriginal harvest are not known. Cooch (1953) suggested that aboriginal hunters in autumn may selectively shoot adults. Although this may be a strategy to keep the young in the area, so that the whole family can be shot (J.C. Davies, pers. commun.), it would nevertheless increase the kill rate of adults. Limited data from check stations at Moose River, Ontario, indicate that the proportion of adults in the kill may be greater for aboriginal than for nonaboriginal hunters (K. Abraham, pers. commun.). If the effect of attempting to shoot all birds in a family is such that aboriginal hunters shoot age classes roughly in proportion to their abundance in the population, this could result in similar vulnerabilities for young and adults in the autumn harvest. Assuming similar ratios in the spring harvest, the difference between the spring and autumn harvest could be as low as 9%. If young birds happened to be shot more often in spring, the difference would be even less. In spring, young birds are more difficult to distinguish from adults at a distance, so deliberate selection for ages would be more difficult. Further data on age ratios in the spring (and autumn) harvest by aboriginal peoples are required to refine these estimates.

The models are strongly influenced by the effect of mate loss, but data are not available to quantify by how much, or whether, mate loss reduces breeding success. Intuitively, it seems likely that the probability of a widowed Snow Goose finding a new mate would decrease later in the season. If so, this suggests that a hunt in late March or April would have less effect on breeding success of females losing mates than a hunt in May on staging areas in James Bay or nearer their breeding areas.

One factor that was not considered in these models was the effect of disturbance associated with hunting on the energetics of geese. Ward and Stehn (1989) estimated the energetic cost of aircraft disturbances to Brant *Branta bernicla* in terms of lost feeding time and energetic expenditure. They calculated that extensive aircraft disturbance could potentially prevent Brant from putting on sufficient reserves for migration, but the model depended on the assumption that geese could not increase their rate of nutrient intake. A 10% increase in food intake would have largely offset the impact of disturbance. The impact of disturbance associated

with hunting depends on the number of hunters, their behaviour, the number of locations where geese encounter hunters, and the number and distribution of refuges where geese can feed undisturbed. These factors are not necessarily correlated with the number of geese shot and are thus difficult to model. Because Snow Geese use stored nutrients for egg production (Ankney and MacInnes 1978), disturbance in spring could reduce productivity as well as increase mortality from starvation. However, this may be relevant only if disturbance is so great that geese are unable to compensate by increased foraging. Unless there is a deliberate effort to harass geese, it seems unlikely that disturbance could be sufficient to have a measurable impact on population dynamics.

Models used in this paper, although built for Snow Geese, could also be used to evaluate the impact of spring harvest on other waterfowl. For species such as Canada Geese, which also have high adult survival, largely additive hunting and natural mortality, long-term pair bonds, delayed maturation, and highly variable first-year survival, results will be similar to those for Snow Geese. Quite different results might be expected for ducks such as Mallards *Anas platyrhynchos*, which have much lower survival rates, produce large numbers of young, breed at one year of age, and appear to exhibit some compensatory mortality, whereby natural mortality rates are reduced in relation to increased hunting mortality (Nichols 1991b). Information on timing and mechanisms of compensation would be required to develop a model for such species.

## 5. Management implications

### 5.1 Harvest by aboriginal peoples

Harvesting of waterfowl by aboriginal peoples in Canada takes place during autumn and spring migration. The spring harvest, particularly of geese, was traditionally very important, because waterfowl returning in spring often represented the first fresh food available after the long northern winter. Although alternative food sources are now available, they may be relatively expensive or limited in quantity and are considered less desirable or less nutritious. Thus, wild game continues to be important for many aboriginal peoples in Canada (Coad and Richardson 1994). The spring harvest is also important socially for retaining the cultural traditions of many aboriginal people.

My models suggest that the relative impact of spring harvest by aboriginal peoples is unlikely to be more than 40%, and possibly as little as 10%, greater than that of an autumn harvest. The impact cannot be quantified more precisely, because several key parameters are not known. These include the age ratio in the spring harvest relative to autumn and the effect of mate loss near the breeding grounds on breeding success. At one extreme, assuming that young are three times as vulnerable as adults in autumn but equally vulnerable in spring and that geese widowed in spring all fail to breed, the spring harvest could have a 52% greater impact than an autumn harvest. Alternatively, given that aboriginal hunters may selectively shoot adults in autumn and that many geese losing mates in spring may find new mates and breed with moderate success, the relative impact of a spring harvest is likely to be less than 20% greater than that of an autumn harvest.



Some goose populations harvested by aboriginal peoples are declining or at relatively low levels, such as the northern Quebec Canada Geese (Canadian Wildlife Service Waterfowl Committee 1998). If it ever became necessary to set quotas on aboriginal harvest, then models in this paper could be used to apportion the harvest among seasons (provided that information can be obtained on missing parameters, such as age ratios in the harvest). For example, if an autumn harvest of 50 000 geese could be supported and the impact of a spring harvest was 25% higher than that of an autumn harvest, then a harvest allocation of 25 000 geese in autumn and 20 000 in spring or an allocation of none in autumn and 40 000 in spring would have an equivalent impact on the goose population. Decisions on allocation between seasons, using this type of sliding scale, could be made by the local people based on their own desires.

Of course, for those people with access to species that have been increasing, such as Snow Geese, the relative impact of harvests at different times of year is unimportant. In fact, from the perspective of population control, it may be appropriate to encourage harvesting by aboriginal people in spring, with a preference for shooting adults. The total harvest of Snow Geese around James Bay and Hudson Bay was estimated by harvest surveys in the mid-1970s at about 31 000 birds in Quebec (Boyd 1977) and 45 000 in Ontario (Prevett et al. 1983). About 25% of the Ontario harvest (Prevett et al. 1983) and 13% of the Quebec harvest (Reed 1991) took place in spring. A more recent survey in 1991 (Berkes et al. 1992) suggested that the Ontario harvest had increased to 55 000 geese, but that is a much smaller increase than the growth rate of the population (Cooke et al., this volume). A substantial further increase would be required to reach the same harvest rates as in the early 1970s.

## 5.2 Harvest to control large populations

A "spring" harvest by nonaboriginal hunters would presumably take place mainly in more southerly staging areas, where most hunters are living, from 11 March through early May. Although the effect of mate loss from an early spring harvest is unknown, there would still be 1–2 months in which birds losing mates could find a new one. Thus, most of the difference between spring and autumn would probably be due to seasonal effects and changes in relative vulnerability.

The relative impact of harvest in March and April will be little different from that of harvest during the regular season in February or early March. However, a spring harvest will have about a 20% greater impact than the average for the rest of the season, assuming that young are, on average, about twice as vulnerable as adults over the regular season but similar in vulnerability in spring, and allowing for the fact that the mean harvest date in the regular season is about two months later than the date used in the model (1 September).

To obtain a preliminary estimate of the potential gain of adding a spring harvest, as part of a strategy to increase the overall harvest, I examined the monthly distribution of harvest using U.S. harvest statistics. For the Mississippi and Central flyways in the United States, on average during the hunting seasons from 1990 to 1997, approximately 21–22% of the harvest occurred in each month from October to January, with a reduction to about 12% in February. Only

about 1% took place in each of September and March. Clearly, this distribution of harvest is influenced strongly by the distribution of geese in each month and existing season limits within these periods (e.g., until a few years ago, few states had seasons beyond mid-February). If these factors are ignored and a change in regulations led to harvests in March and April similar to current harvests in October–January, this could increase the total harvest by about 45%. Allowing for a 20% greater impact of a spring harvest, this would be equivalent to a 54% increase in the regular season harvest. Similar increases would also be required in Canada to achieve a 54% increase in the total harvest.

Based on these estimates, adding a spring harvest alone would not be sufficient to control goose populations. Cooke et al. (this volume) predict that a further increase of 2.1- to 4.7-fold in the harvest, relative to the harvest estimate for 1997, would be required in 1999 to reduce the population growth rate sufficiently to cause the Snow Goose population to decline. Particularly if the true value is in the middle or upper part of that range, other measures, in addition to adding a spring harvest, would be required to achieve the recommended reductions in population growth rate.

Given these results, it would seem appropriate to estimate the projected impact of all proposed measures to increase harvest, so as to determine which measures might be required. To do this would require estimates of the availability of geese in different areas at different times of year (i.e., the number of potential hunter-days in each region of the Snow Goose migration route), the numbers of hunters likely to participate in each hunting season period, and the probable success rate of those hunters. The latter would be influenced by other changes in measures such as allowing electronic calls or baiting. These data could be used, in conjunction with the results from the models presented in this paper, to obtain a better estimate of the likely impact of any proposed changes in regulations and to determine whether they are likely to be sufficient to control the population.

## 6. Research needs

These models highlight key factors that need to be better understood to estimate the impact of a spring harvest with more precision. Particularly if regulations are changed to allow such a harvest by nonaboriginal hunters, research programs are needed to measure these factors.

The first factor is the relative vulnerability of each age class to hunters at different times of year. This requires information on the age ratio in the harvest, as well as information on the age ratio in the population at the time of harvest. Some information on the harvest age ratio in the nonaboriginal hunt is already available, at least through February, based on tail fan surveys. Additional surveys involving inspection of whole birds would be desirable, because aging birds based solely on tail fans may become less reliable later in the season as a result of replacement of the juvenile tail feathers during the winter (Palmer 1976). Additional surveys are also required to estimate age ratios in the aboriginal hunt. The population age ratio could be estimated through visual surveys of the population to estimate age ratios in flocks, because young birds can usually still be distinguished by their darker necks, even in spring. An appropriate sampling scheme would be needed to ensure that the samples were representative of the population in

different areas at different times. Models can also be used to estimate changes in the population age ratio through the season, but they are dependent upon accurate estimates of the population size and age ratio at the beginning of the season and of total harvests by age class throughout the season.

The second factor is the breeding success of females widowed at different times during the season, especially at different times in spring. This would require marking females in winter or in spring in such a way that they can be followed to the breeding grounds, probably with satellite radio transmitters. The breeding success of females experimentally widowed at different times could then be contrasted with that of controls. This would be a difficult and expensive research project, but the results are essential to accurately measure the effects of spring harvest on goose population dynamics.

## Acknowledgments

An earlier draft of this paper was written in 1994 on contract for the Canadian Wildlife Service, to consider the effect of spring hunting by aboriginal peoples around Hudson Bay. Revision of the paper to consider the additional context of controlling population growth was supported, in part, by Bird Studies Canada. I especially thank Hugh Boyd for encouraging me to revise and update the paper. P. Dwyer, H. Boyd, S. Wendt, K. Dickson, K. Abraham, J.D. Nichols, A.W. Diamond, J.C. Davies, R.G. Bromley, B. Trost, and M. Bausfield provided data on aboriginal harvests and/or helpful suggestions for the modelling studies and for the writing of this paper. P. Padding and S. Williams provided U.S. harvest data, whereas Hélène Lévesque provided Canadian harvest data. C.D. Ankney provided a critical review of the paper.

## Literature cited

- Abraham, K.F.; Jefferies, R.L. 1997. High goose populations: causes, impacts and implications. Pages 7-63 in B.D.J. Batt (ed.), Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Arctic Goose Joint Venture Special Publication, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Ankney, C.D. 1975. Neckbands contribute to starvation in female Lesser Snow Geese. *J. Wildl. Manage.* 39: 825-826.
- Ankney, C.D.; MacInnes, C.D. 1978. Nutrient reserves and reproductive performance of female Lesser Snow Geese. *Auk* 95: 459-471.
- Berkes, F.; George, P.; Preston, R.; Turner, J.; Hughes, A.; Cummins, B.; Haugh, A. 1992. Wildlife harvests in the Mushkegowuk region. Research Program for Technology Assessment in Subarctic Ontario Report, Second Series, No. 6, McMaster University, Hamilton, Ontario.
- Boyd, H. 1977. Waterfowl hunting by Native people in Canada: the case of James Bay and northern Québec. Pages 463-473 in T.J. Peterle (ed.), Proceedings of the XIII International Congress of Game Biologists, Atlanta, Georgia. Wildlife Society of Wildlife Management Institute, Washington, D.C.
- Canadian Wildlife Service Waterfowl Committee. 1998. Status of migratory game birds in Canada — November 2, 1998. A. Filion and K.M. Dickson (eds.). Unpublished report, Canadian Wildlife Service.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 328 pp.
- Clobert, J.; Lebreton, J.-D.; Allaine, D.; Gaillard, J.M. 1994. The estimation of age-specific breeding probabilities from recaptures or resightings in vertebrate populations: II. Longitudinal models. *Biometrics* 50: 375-387.
- Coad, S.; Richardson, M. 1994. Consumption of fish and wildlife by Native Canadians: estimates based on a review of literature. Unpublished report to Canadian Wildlife Service.
- Cooch, E.G.; Cooke, F. 1991. Demographic changes in a Snow Goose population: biological and management implications. Pages 168-189 in C.M. Perrins, J.-D. Lebreton, and G.J.M. Hirons (eds.), Bird population studies: their relevance to conservation and management. Oxford University Press, Oxford.
- Cooch, E.G.; Lank, D.B.; Rockwell, R.F.; Cooke, F. 1989. Long-term decline in fecundity in a snow goose population: evidence for density dependence? *J. Anim. Ecol.* 58: 711-726.
- Cooch, E.G.; Lank, D.B.; Rockwell, R.F.; Cooke, F. 1991. Long-term decline in body size in a Snow Goose population: evidence of environmental degradation? *J. Anim. Ecol.* 60: 483-496.
- Cooch, F.G. 1953. Waterfowl investigations: James Bay, 1953. Unpublished report CWS 407 to Canadian Wildlife Service.
- Cooch, F.G. 1958. The breeding biology and management of the blue goose *Chen caerulescens*. Ph.D. thesis, Cornell University, Ithaca, New York. 235 pp.
- Cooch, F.G. 1961. Ecological aspects of the blue-snow goose complex. *Auk* 78: 72-89.
- Cooke, F.; MacInnes, C.D.; Prevett, J.P. 1975. Gene flow between breeding populations of Lesser Snow Geese. *Auk* 92: 493-510.
- Cooke, F.; Rockwell, R.F.; Lank, D.B. 1995. The Snow Geese of La Pérouse Bay: Natural selection in the wild. Oxford University Press, Oxford. 312 pp.
- Francis, C.M.; Cooke, F. 1992a. Migration routes and recovery rates of Lesser Snow Geese from southwestern Hudson Bay. *J. Wildl. Manage.* 56: 279-286.
- Francis, C.M.; Cooke, F. 1992b. Sexual differences in survival and recovery rates of Lesser Snow Geese. *J. Wildl. Manage.* 56: 287-296.
- Francis, C.M.; Cooke, F. 1993. A comparison of survival rate estimates from live recaptures and dead recoveries of Lesser Snow Geese. Pages 169-183 in J.-D. Lebreton and P.M. North (eds.), The use of marked individuals in the study of bird population dynamics: models, methods and software. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Francis, C.M.; Richards, M.H.; Cooke, F.; Rockwell, R.F. 1992a. Long-term changes in survival rates of Lesser Snow Geese. *Ecology* 73: 1346-1362.
- Francis, C.M.; Richards, M.H.; Cooke, F.; Rockwell, R.F. 1992b. Changes in survival rates of Lesser Snow Geese with age and breeding status. *Auk* 109: 731-747.
- Geissler, P.H. 1990. Estimation of confidence intervals for federal waterfowl harvest surveys. *J. Wildl. Manage.* 54: 201-205.
- Lebreton, J.-D.; Burnham, K.P.; Clobert, J.; Anderson, D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* 62: 67-118.
- Martin, K.; Cooch, F.G.; Rockwell, R.F.; Cooke, F. 1985. Reproductive performance in Lesser Snow Geese: are two parents essential? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 257-263.
- Martinson, R.K.; McCann, J.A. 1966. Proportion of recovered geese and brant bands that are reported. *J. Wildl. Manage.* 30: 856-858.
- Nichols, J.D. 1991a. Science, population ecology, and the management of the American Black Duck. *J. Wildl. Manage.* 55: 790-799.

- Nichols, J.D. 1991b.** Responses of North American duck populations to exploitation. Pages 498–525 in C.M. Perrins, J.-D. Lebreton, and G.J.M. Hirons (eds.), *Bird population studies: their relevance to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford.
- Owen, M.; Black, J.M. 1991.** A note on migration mortality and its significance in goose population dynamics. *Ardea* 79: 195–196.
- Palmer, R.S. 1976.** *Handbook of North American birds*. Vol. 2. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Prevett, J.P.; Lumsden, H.G.; Johnson, F.C. 1983.** Waterfowl kill by Cree hunters of the Hudson Bay Lowland, Ontario. *Arctic* 36: 185–192.
- Reed, A. 1991.** Subsistence harvesting of waterfowl in northern Quebec: goose hunting and the James Bay Cree. *Trans. N. Am. Wildl. Nat. Resour. Conf.* 56: 344–349.
- Rexstad, E.A. 1992.** Effect of hunting on annual survival of Canada Geese in Utah. *J. Wildl. Manage.* 56: 297–305.
- Rockwell, R.F.; Cooch, E.G.; Thompson, C.B.; Cooke, F. 1993.** Age and reproductive success in female Lesser Snow Geese: experience, senescence, and the cost of philopatry. *J. Anim. Ecol.* 62: 323–333.
- Rockwell, R.F.; Cooch, E.G.; Brault, S. 1997.** Dynamics of the mid-continent population of Lesser Snow Geese: projected impacts of reductions in survival and fertility on population growth rates. Pages 73–100 in B.D.J. Batt (ed.), *Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group*. Arctic Goose Joint Venture Special Publication, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Ward, D.H.; Stehn, R.A. 1989.** Response of Brant and other geese to aircraft disturbance at Izembek Lagoon, Alaska. Report to Minerals Management Service, U.S. Department of the Interior, Anchorage, Alaska.
- Wesley, N.F. 1993.** Migratory bird harvesting and management study. Unpublished report by Wabun-Wetum Consulting, Moose Factory, Ontario.

# Impact of hunting on population growth of mid-continent Lesser Snow Geese

Fred Cooke,<sup>a</sup> Charles M. Francis,<sup>b</sup> Evan G. Cooch,<sup>a,d</sup> and Ray Alisauskas<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Department of Biological Sciences, Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canada V5A 1S6

<sup>b</sup> Bird Studies Canada, P.O. Box 160, Port Rowan, Ontario, Canada N0E 1M0

<sup>c</sup> Canadian Wildlife Service, Prairie and Northern Wildlife Research Centre, 115 Perimeter Road, Saskatoon, Saskatchewan, Canada S7N 0X4

<sup>d</sup> Current address: Department of Natural Resources, Cornell University, Ithaca, New York, U.S.A. 14853

## Abstract

Populations of Lesser Snow Geese *Anser caerulescens caerulescens* in the mid-continent of North America have increased to the point where they are causing serious damage to some Arctic coastal ecosystems. A recent modelling exercise by R.F. Rockwell and colleagues (referred to as the Original Model) suggested that increasing harvest rates of adults to approximately twice the average level in recent years would lead to negative population growth and hence (under certain assumptions) be sufficient to control the population. However, some of the parameters in their models appear to have been inappropriate. Based on revised parameters, which are consistent with analyses of recent data, we suggest that an increase of 3.0- to 7.3-fold in the harvest, relative to the same period analyzed in the Original Model, would have been required to reduce populations at the desired rate in 1994. Despite recent increases in harvest, we predict that a further increase of 2.1- to 4.7-fold, relative to the estimated harvest for 1997, would be needed in 1999 to achieve this population reduction. Wildlife managers need to be aware of these larger targets when considering appropriate measures to control the population. Given the uncertainties in many parameter estimates, further modelling, combined with ongoing monitoring of population size and demographic parameters, will be required to evaluate and refine any management actions.

## 1. Introduction

Populations of Arctic-nesting geese in many parts of the world are increasing rapidly (Ebbinge et al. 1984; Madsen 1991; Ankney 1996; Madsen et al. 1996; Abraham and Jefferies 1997, and references therein). These increases have been attributed largely to greater availability of agricultural crops for food in winter (Cooch and Cooke 1991; Ankney 1996; Abraham and Jefferies 1997). In many places, geese have moved from traditional feeding areas, such as coastal marshes, into agricultural crops, such as winter wheat, rice, and corn (Bateman et al. 1988), which provide a higher nutrient value and are more widely available than traditional foods (Alisauskas et al. 1988).

This abundance of nutritious food may have led to increased overwinter survival or to higher productivity, owing to increased nutrient reserves for breeding, allowing populations to grow. These population increases have often

been welcomed, as they provide increased opportunities for bird-watching and hunting. Some farmers may welcome the geese insofar as the birds remove surplus plant material, such as weeds. Other farmers consider the geese to be a nuisance because of increased losses to crops.

Whereas many concerns about increasing goose populations relate to negative interactions between geese and agriculture in the winter, a major management concern in the case of Lesser Snow Geese *Anser caerulescens caerulescens* (hereafter referred to as Snow Geese) in the mid-continent of North America is the negative impact that these geese are having on parts of the Arctic ecosystem. Snow Geese concentrate in large flocks at staging areas and on their breeding grounds and sometimes feed by uprooting below-ground vegetation. This has contributed to significant habitat destruction on the coastal salt marshes of the Hudson Bay lowlands (Abraham and Jefferies 1997, and references therein) as well as on inland habitats, such as around Queen Maud Gulf (QMG) in Nunavut (Alisauskas 1998). These Canadian Arctic ecosystems are being degraded by increasing numbers of Snow Geese, and this problem has become a focus for agencies responsible for waterfowl management. A multinational task force was convened to focus on potential solutions to this problem, culminating in a special publication of the Arctic Goose Joint Venture of the North American Waterfowl Management Plan entitled *Arctic ecosystems in peril* (Batt 1997). That report outlined the fundamental problems of overabundance of Snow Geese and discussed related issues of their population biology and management, from which we summarize the following key points:

1. There have been very large increases in all mid-continent Snow Goose populations (Abraham and Jefferies 1997). Estimates of growth rates for the overall population range from 5% to 9% annually over the last 25 years, resulting in population levels in the mid-1990s that were perhaps four times what they were in the early 1970s. During this time, harvest declined (Abraham and Jefferies 1997: 27).
2. There is ample evidence indicating that Snow Geese are causing widespread destruction of Arctic salt-marsh vegetation, with as much as 30% of the total area of salt marsh along the coasts of James Bay and Hudson Bay heavily damaged by geese (Abraham and Jefferies 1997).



3. Some of these geese have thus far avoided density-dependent population regulation by colonizing nesting areas not known to have been used by Snow Geese within historic record.
4. A modelling exercise (Rockwell et al. 1997) involving analysis of a time-invariant age-classified projection matrix was presented, concluding that the most effective management option for regulation of the population would be to increase adult mortality rates.
5. It was recommended that, because annual adult mortality is composed of both natural and hunting mortality, apparently in an additive way, the most effective way to increase adult mortality would be to increase hunting kill. From the modelling exercise, it was suggested that the population could be decreased within a reasonable period if the population growth rate could be reduced to 0.95, and that this could be achieved if the current harvest rate of adults were doubled (Rockwell et al. 1997: 99).
6. It was recommended that this doubling of harvest rate should be brought about by a variety of changes in the current hunting regulations, including removing bag limits, allowing baiting and electronic calls, and legalizing spring hunting (i.e., hunting later than the current 10 March closing date).

There is little doubt that increased numbers of Snow Geese have created problems, most acutely in the Arctic ecosystems where they typically breed. However, we challenge some assumptions underlying the suggestion in the report by Batt (1997) that doubling the kill rate would be sufficient to reduce the mid-continent population of Snow Geese. Some parameter estimates in the model of Rockwell et al. (1997; hereafter called the Original Model) appear to have been inappropriate. Use of more appropriate assumptions changes estimates of the extent to which the kill rate must be increased to reduce the mid-continent population of Snow Geese. Rather than a twofold increase in harvest, relative to the values used in the Original Model, we estimate that a 3.0- to 7.3-fold increase would have been needed to reduce population size adequately in 1994.

In this paper, we first present an argument, based on harvest statistics and estimated population growth rates, as outlined in the report (item 1 above; Batt 1997), that suggests that anything less than a fourfold increase in harvest, relative to the period considered in the Original Model, is unlikely to stop population growth. We then review the assumptions used to derive some of the key parameters in the Original Model. Revised estimates for these rates based on currently available data lead to much higher estimates of the extent to which harvest needs to be increased to reduce the population.

## 2. A check of the model based on harvest data and population growth

Based on their model, Rockwell et al. (1997) estimated that doubling the adult harvest rate would increase mortality sufficiently to reduce the population. They assumed that the total harvest, at the time of their analysis, was equivalent to the mean value from 1985 to 1994, which was 305 000, considering only the U.S. portion of the harvest (Rockwell et al. 1997: 99). Including the Canadian harvest

brings this total to about 400 000 geese (Table 1). This implies that a reported harvest of 800 000 geese per year should be sufficient to cause the population to decline, a value that was approached by the estimated harvest in 1997 (Fig. 1, Appendix 1). However, simple calculations of estimated changes in harvest rates, based on the estimated harvest and population growth rates, suggest that this increase would not be nearly sufficient.

As noted by Abraham and Jefferies (1997), the mid-continent population of Snow Geese ( $n$ ) increased at least three- to fourfold from the early 1970s to the mid-1990s. At the same time, the estimated total harvest ( $g$ ) actually decreased from 1970 to 1994 (the last year of data used in their analysis) (Fig. 1, Table 1). From this, it follows that the average harvest rate ( $g/n$ ), which is assumed to be proportional to the mortality rate due to hunting, must have decreased during this period. Allowing for the three- to fourfold increase in population size and about a 20% decrease in the average harvest between 1970 and 1994, the harvest rate by 1994 must have been between one-quarter and one-fifth of its value in the early 1970s.

Thus, a total harvest 3–4 times larger than its mean value in the early 1970s, equivalent to 4–5 times larger than its mean during the early 1990s, would have been required to bring harvest rates to the equivalent of 1970s levels. However, the population of Snow Geese was already growing in the 1970s (Fig. 2). If reproductive output and recruitment rates have not been changing over time (as was assumed in the Original Model, based on the tendency for colonies to move to new nesting grounds if they deplete an old one), then this four- to fivefold increase in the harvest will not even be sufficient to stop the population from growing, let alone cause it to decline at the intended rate. Although the estimated harvest has increased in the past few years (Fig. 1), the U.S. mean from 1995 to 1997 was only 35% higher than the mean during the early 1970s (Table 1).

The preceding arguments suggest that increasing the harvest to twice its level in the mid-1990s, as recommended by Rockwell et al. (1997), would not be sufficient to control the population, and a much larger harvest would be required. Thus, some of the assumptions in the Original Model must have been inappropriate.

## 3. Review of key assumptions in the Original Model

### 3.1 Original derivation of change in kill rate required to reduce Snow Goose abundance

Population size can be reduced only if the growth rate  $\lambda$  (defined as the asymptotic growth rate expected when neither survival nor fecundity changes over time) is reduced to a value of less than 1.0. This can be achieved by decreasing reproductive output, by increasing mortality, or both. Rockwell et al. (1997) carried out a sensitivity analysis of their model for population dynamics of Snow Geese and showed that population growth rate is most sensitive to changes in adult survival rates. This conclusion is consistent with expectations for any population with relatively high adult survival and little or no evidence of senescent decline in reproductive value (Caswell 1989; Francis et al. 1992b; Rockwell et al. 1993). Based on this analysis, Rockwell et al. (1997) concluded that the most efficient way to control Snow Goose populations would be through increasing adult



Table 1

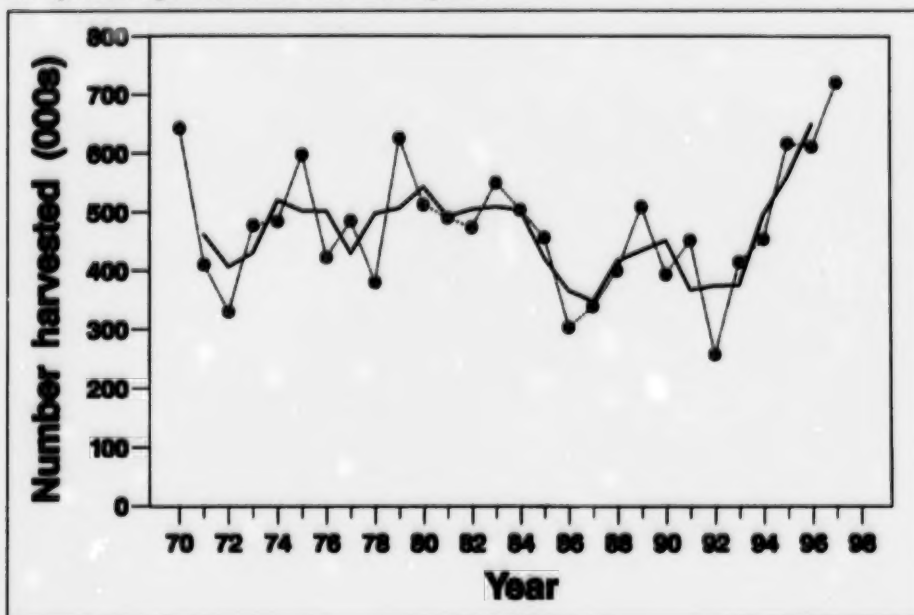
Estimated mean annual harvest for Lesser Snow Geese in mid-continental North America by five-year periods as estimated from harvest surveys in the United States (Mississippi and Central flyways) and Canada (Saskatchewan, Manitoba, and Ontario)

Time period	Mean annual harvest (000s)		
	U.S.A.	Canada	Total
1970-1974	399	— <sup>a</sup>	— <sup>a</sup>
1975-1979	427	75	503
1980-1984	394	112	506
1985-1989	292	110	402
1990-1994	317	77	395
1995-1997	540	103	643

<sup>a</sup> Comparable harvest estimates are not available for the Canadian prairies during this period.

Figure 1

Estimated total numbers of Lesser Snow Geese harvested in the Mississippi and Central flyways of the U.S.A. and central Canada (Ontario, Manitoba, Saskatchewan) from 1970 to 1997. Reliable data for Canada were not available for 1970-1974, so they were estimated from the mean for 1975-1979. Solid line represents a running three-year mean. Years with unusually low harvest (e.g., 1992) were associated with low proportions of young in the harvest and were probably due to poor breeding success rather than reduced hunting effort.



mortality. In most goose populations that have been studied, natural and hunting mortality appear to be additive (Francis et al. 1992a). This implies that the mortality rate due to natural causes ( $E$ ) is not affected by hunting mortality, at least within observed limits. If we assume the natural mortality rate is not otherwise changing over time (as was done by Rockwell et al. 1997), it follows that the overall mortality rate will increase if hunting kill ( $K$ ) is increased. Rockwell et al. (1997) estimated the degree to which hunting kill would need to be increased to reduce growth in the following way. Using their model, they first determined the degree to which adult survival ( $s_a$ ) would need to be reduced to achieve the desired population growth rate (values of  $\lambda = 0.95$  and  $\lambda = 0.85$  were both used). Let this desired lower adult survival rate be  $s'_a$ . Since adult survival is a function of both natural ( $E$ ) and hunting mortality ( $K$ )

$$s_a = (1-K)(1-E) \quad (1)$$

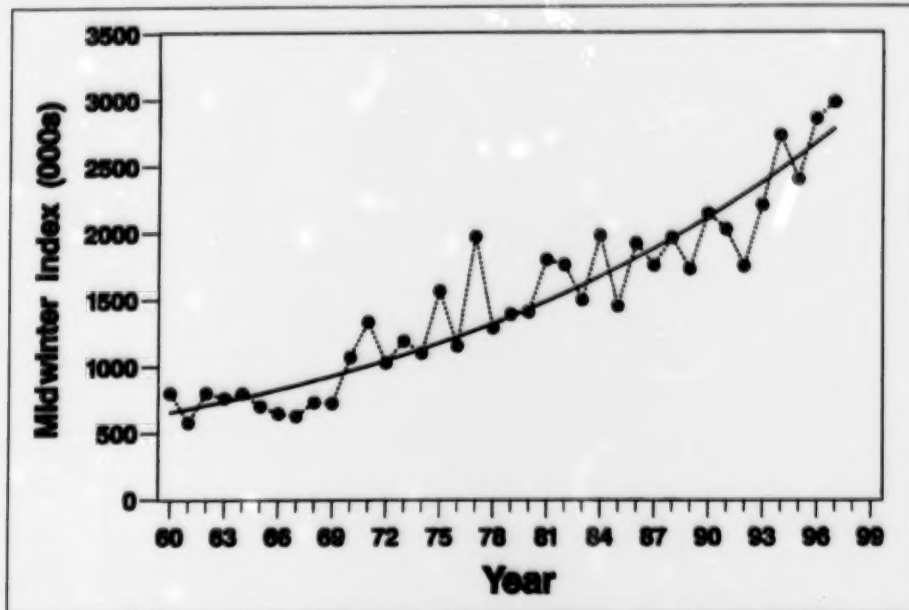
then the kill rate ( $K$ ) corresponding to a given adult survival rate ( $s_a$ ) and natural mortality rate ( $E$ ) is given as

$$K = 1 - \frac{s_a}{(1-E)} \quad (2)$$

Thus, the relative degree to which kill rate  $K$  would need to be increased from present levels to reduce population growth to a specified value is

**Figure 2**

Midwinter counts of Lesser Snow Geese in the Mississippi and Central flyways from 1960 to 1997. The curve was fitted by log-linear regression and suggests a growth rate of 4% per year. A regression from 1970 onwards suggests a growth rate of only 3% per year, but data from breeding ground counts suggest that the true population growth rate was 5% per year or higher (see text).



$$\frac{K_{\text{needed}}}{K_{\text{present}}} = \frac{1 - \frac{s'_a}{(1-E)}}{1 - \frac{s_a}{(1-E)}} = \frac{s'_a + E - 1}{s_a + E - 1} \quad (3)$$

where  $s'_a$  is the desired survival rate and  $s_a$  is the present survival rate. To solve this expression, only estimates of  $s_a$  and  $E$  are required. Alternatively, this can be rewritten in terms of  $s_a$  and  $K$  only:

$$\frac{K_{\text{needed}}}{K_{\text{present}}} = \frac{s'_a (K_{\text{present}} - 1) + s_a}{s_a K_{\text{present}}} \quad (4)$$

In the Original Model, Rockwell et al. (1997) used the former approach (in principle) and estimated  $E$  by first estimating the kill rate  $K$  corresponding to what they assumed to be current estimates of adult survival ( $s_a$ ). Kill rate  $K$  can be estimated from analysis of recovery data as

$$K = f / \phi / c \quad (5)$$

where  $f$  (recovery rate) is the probability that (a) a banded bird is shot (killed), (b) the shot bird is retrieved, and (c) its band is reported;  $\phi$  (reporting rate) is the probability that a banded bird will have its band reported, given that it was shot and retrieved; and  $c$  (retrieval rate) is the probability that a lethally shot banded bird is retrieved. Generally, only the recovery rate  $f$  can be estimated directly from recovery data, and kill rate  $K$  must be derived using known or assumed values for reporting and retrieval rates. Given an estimate for kill rate and adult survival rate, natural mortality rate is derived by rearranging equation 1 as

$$E = 1 - \frac{s_a}{(1-K)} \quad (6)$$

Making specific assumptions about recovery, reporting and retrieval rates, and current survival rate, Rockwell et al. (1997) derived an estimate for  $K$  and (using the preceding expression) for natural mortality rate  $E$ . They determined that hunting kill rate (and thus the total number of birds harvested at a given population size) would need to be approximately doubled relative to current values to reduce growth to  $\lambda = 0.95$  and approximately tripled to reduce growth even further, to  $\lambda = 0.85$ .

### 3.2 Evaluation of key assumptions in the Original Model

From equation 4, it is clear that estimates of three parameters are needed to determine the change in harvest required to control the population: current survival rate  $s_a$ , current kill rate  $K_{\text{present}}$ , and survival rate  $s'_a$  required to achieve a particular  $\lambda$ . In this section, we consider three potential problems with the estimates for these parameters used in the Original Model: temporal variation in survival and harvest rates; geographic variation in these rates; and uncertainty in the estimate of  $s'_a$ .

#### 3.2.1 Temporal changes in recovery and survival rates

The Original Model of Rockwell et al. (1997: 98–99) used a recovery rate ( $f$ ) corresponding to the mean value obtained by Francis et al. (1992a) for the colony at La Pérouse Bay (LPB) from 1980 to 1988 ( $f = 0.0254$ , which was close to the estimated value for 1983). Similarly, the Original Model assumed an adult survival rate  $s_a = 0.88$ , corresponding to the value estimated by Francis et al. (1992a)

for 1987. These rates would be appropriate only if recovery and harvest rates had not changed since those times. In fact, the population nearly doubled between 1983 and 1997, when their report was written (assuming  $\lambda = 1.05$ ), while harvest remained at or below the 1983 levels, at least through 1994 (Fig. 1, Table 1). Since harvest rate is simply the ratio of the total number of birds harvested to the total number of birds in the population at the start of the hunting season, then, assuming constant natural mortality, we expect a doubling of population size to *reduce* recovery rate to approximately half. Under assumptions of additivity, this will *increase* adult survival rate. Francis et al. (1992a) demonstrated that both rates changed significantly in the predicted directions between 1970 and 1988 and argued that the changes were largely a consequence of increases in population size without concomitant increases in harvest. Given that the population continued to grow after 1988, without further increases in harvest, at least until 1995, it seems likely that these rates have continued to change.

Thus, values used in the Original Model to calculate how much harvest needs to be increased to reduce  $\lambda$  were based on an assumed recovery rate  $f$  that was higher, and an assumed adult survival rate  $s_a$  that was lower, than was likely to have applied during the range of years used in the original analysis.

### 3.2.2 Geographic variation in survival and recovery rates

A second challenge to the Original Model is that values for  $f$  and  $s_a$  were based upon data from LPB, which is one of the smaller colonies of Snow Geese (Fig. 3) and may not be typical of the rest of the mid-continent population. Recovery rates of Snow Geese banded at LPB were higher than those of Snow Geese banded at either Cape Henrietta Maria (CHM) or McConnell River (McC) during the same years (Francis and Cooke 1992a). Reporting rates for Snow Geese at LPB appear to be comparable to those of other species of waterfowl and were not affected by colour bands (Appendix 2), suggesting that these differences in recovery rates were due to intercolony variation in either harvest or survival rate.

Geese from different colonies around Hudson Bay follow different migration routes and hence are subject to different harvest pressures (Francis and Cooke 1992a). In the case of geese from CHM, recovery rates were lower than those of geese from LPB, but survival rates were similar. Francis and Cooke (1992a) suggested that this was due to harvest of CHM geese by aboriginal hunters around James Bay, who rarely reported bands. During the 1970s, the annual harvest by Cree around James Bay and Hudson Bay was estimated at about 31 000 birds in Quebec (Boyd 1977) and about 45 000 in Ontario (Prevett et al. 1983). The total is comparable to the total reported harvest of mid-continent Snow Geese elsewhere in Canada during this period (Table 1). The proportion of birds harvested in James Bay that originate from CHM, as opposed to Baffin Island, is unknown, but it is plausible that the aboriginal harvest was large enough to reduce survival rates of birds from CHM to a level comparable to that of birds from LPB, despite lower harvest (as indexed by recovery rates) in other areas of North America.

In contrast, most geese from McC migrate farther west, where many fewer are harvested by aboriginal hunters. In this case, the lower recovery rate at McC may indicate a

lower harvest rate than at LPB. Assuming no additional sources of natural mortality, this would imply that survival rates were higher at McC than at LPB. The point estimates of adult survival rates from McC were higher than those from LPB (Francis and Cooke 1992a); however, because banding at McC continued for only two years, despite very large sample sizes, the precision was not adequate to confirm this.

If harvest rates differ among colonies, as suggested by these analyses, then values from LPB are not necessarily appropriate for estimating demographic parameters of the entire mid-continent population.

### 3.2.3 Survival rate required to reduce $\lambda$ to 0.95

Using the Original Model, Rockwell et al. (1997) concluded that a survival rate of  $s_a = 0.795$  would be sufficient to reduce  $\lambda$  to 0.95, corresponding to a 5% per year reduction in the population. This value was derived from the projection matrix used to model the mid-continent population and is analytically correct, given that matrix. However, there are several reasons to question the validity of projections from that matrix. In the Original Model, the matrix elements were modified *a posteriori* to derive a matrix yielding an expected value for  $\lambda$  that matched the observed growth rate of the mid-continent population (assumed to be 5% per year). This was done using logical expectations based largely on data from LPB.

The problem with using growth rate  $\lambda$  as a criterion for model selection is that there is an infinite set of combinations of survival and fertility values that will yield the same growth rate (Caswell 1989). Thus, it is not possible to verify the validity of any particular matrix without additional data. Such data were not available from other colonies for the same period, but there is retrospective evidence that suggests that the matrix used in the Original Model was not appropriate. Specifically, the value of adult survival of 0.795 required to reduce growth to 0.95 was nearly the same as the estimate for average adult survival rate at LPB from 1970 to 1978 ( $s_a = 0.80$ ), a period when both the LPB population (Cooch and Cooke 1991; Francis et al. 1992a) and the mid-continent population in general were growing rapidly (Reed et al. 1987; Kerbes 1994). If  $s'_a = 0.795$  were actually sufficient to reduce population size now, this implies that either (1) average productivity of young throughout the mid-continent population is now much lower than it was at LPB during the 1970s or (2) adult survival rates were higher at colonies other than LPB, or both. We think that both explanations are insufficient. First, although there are clear differences in expected productivity among colonies (fecundity, especially nesting success and immature survival, is likely to be lower at the larger, more northern colonies than at LPB, because of the shorter nesting season and more frequent total breeding failure), age ratios in the harvest show no long-term changes in the proportion of immature geese in the mid-continent population (C.M. Francis, unpubl. data). This suggests that average fecundity of the mid-continent population was not significantly higher during the 1970s than at present. Second, assuming that natural mortality was at least as great for geese nesting in northern areas with a longer migration and harsher breeding conditions as for geese at LPB, higher adult survival rates at northern colonies would have to be due to lower hunting mortality. While this appeared to be the case in the comparison of McC and LPB data, estimates of kill rates from

**Figure 3**

Major nesting areas of mid-continent Lesser Snow Geese in northeastern Canada. Sizes of circles are proportional to estimated numbers of geese breeding at each colony in 1997 or 1998: Queen Maud Gulf, 1 384 000 (Alisauskas et al. 1998); Baffin Island, 1 767 000; Southampton Island, 708 000; Cape Henrietta Maria, 200 000; La Pérouse Bay, 66 000; McConnell River, 154 000 (R.H. Kerbes, pers. commun.).



harvest surveys and breeding ground counts suggest that the average mid-continent harvest rate may actually be higher than that for LPB (see Section 4.1, below). Thus, there is little compelling evidence to suggest that survival rates averaged higher at northern colonies than at LPB.

Estimating the adult survival value  $s'_a$  needed to reduce growth rate based on a single projection matrix (which necessarily makes simplifying assumptions about homogeneity among colonies and no changes over time) is potentially prone to significant bias. A more robust approach would require developing a spatially and temporally structured metapopulation model, which is beyond the scope of the current paper. Nevertheless, we note that, given the uncertainty surrounding the validity of the projection matrix, it may be prudent to use a lower target survival rate to increase the likelihood of satisfactorily reducing the population. A value of  $s'_a = 0.795$  may not be sufficient to stop population growth, and a target of  $s'_a = 0.72$ , as recommended in the Original Model to reduce  $\lambda$  to 0.85, may be more appropriate to ensure that the realized  $\lambda$  is actually  $<1.0$ .

#### 4. Consequences of revised assumptions

In the preceding section, we showed that estimates of two of the key parameters, kill rates and survival rates, in the Original Model may have been inappropriate. In this section, we use available data to obtain better estimates of these parameters and then recalculate the changes in harvest that would be required to reduce the population at an adequate rate. Apart from revising these estimates, we have retained, as much as possible, the assumptions and design of the Original Model.

We carried out this analysis in two stages. We first calculated the increase in harvest that would have been required in the 1994 hunting season to control the population. That year was chosen for two reasons. First, it was the most recent year of harvest data used in the development of the Original Model. As a consequence, our results can be compared directly with those of Rockwell et al. (1997). Second, most of the available data on recovery and survival rates of Snow Geese, on which we base our calculations, are



available only up until that date. The 1994 harvest was similar to the mean over the previous decade.

As a second step, we then predicted the changes in harvest that would be required in 1999, relative to the most recent harvest estimate available (1997–1998 season). Because we do not have adequate data to measure directly the consequences of increases in harvest from 1995 onwards (Table 1, Fig. 1), we base this prediction on observed relationships between harvest and survival rates in earlier years.

From equation 4, we see that the magnitude of the increase in kill needed to achieve the desired reduction in population growth (under the assumptions of the model used by Rockwell et al. 1997) is dependent only on the kill rate and the adult survival rate, so we proceed to estimate those.

#### 4.1 Estimated kill rate in 1994

As pointed out by Rusch and Caswell (1997), there are two ways in which harvest rate (which is proportional to kill rate) could be estimated. The first is from band recoveries, following equation 5. The second requires estimates of the total population before the hunting season, as well as the total harvest. We shall consider both of these approaches in turn.

We estimated the recovery rate for 1994 based on a modelled relationship between recovery rate and time, rather than using the point estimate of recovery rate for 1994, to improve the precision of the estimate and to obtain an estimate that may better predict changes in the future. We based our initial analyses on data from LPB, which was the only breeding colony of Snow Geese with extensive banding from the 1970s to the 1990s and hence with sufficient data to estimate the relationship between recovery and survival rates. Starting in 1988, many birds did not receive colour bands, but, as shown in Appendix 2, this did not affect recovery rates, so we pooled data from birds with and without coloured legbands. We based our estimates of recovery rates only on direct recoveries (those in the season immediately following banding), for two reasons. First, we could pool data from the sexes, thus increasing the precision of estimates. Second, recovery rates of previously banded birds tend to be lower than those of newly banded birds, possibly because of changes in breeding status (Francis et al. 1992b).

The results indicate that recovery rates declined, at least through 1994 ( $P < 0.001$ ; Table 2), as we had predicted from a constant or declining harvest and growing population. Mean recovery rates in the 1990s were about one-quarter of what they were in the early 1970s, as predicted by the arguments in Section 2 of this paper. The estimated value for 1994 was 0.011 (95% confidence limits 0.009–0.013). Assuming a reporting rate of 0.38 and a retrieval rate of 0.8, this corresponds to a kill rate of 0.036 (range 0.029–0.044 based on the 95% confidence limits of the recovery rate estimate).

We also estimated recovery rates for Snow Geese banded from 1990 to 1997 at QMG, the only other breeding colony where large numbers of birds have been banded every year recently. We included only birds that had received either a single metal legband or a metal band on one leg and a coloured band on the other leg. The latter were applied to most of the immature females but none of the adults. We excluded birds with neck collars, because their recovery rates

**Table 2**  
Mean direct recovery rates of Lesser Snow Geese banded at La Pérouse Bay, Manitoba, and Queen Maud Gulf, Nunavut, from 1970 to 1995 by five-year periods<sup>a</sup>

Location/time period	Adult recovery rate		Immature recovery rate	
	Mean	SE	Mean	SE
<b>La Pérouse Bay</b>				
1970–1974	5.19	0.49	9.44	0.46
1975–1979	4.42	0.44	8.49	0.37
1980–1984	3.06	0.15	5.52	0.54
1985–1989	1.87	0.24	2.53	0.53
1990–1994	1.28	0.22	2.22	0.52
1995 <sup>b</sup>	1.38	0.40	1.46	0.40
<b>Queen Maud Gulf</b>				
1990–1994	1.00	0.24	1.95	0.76
1995–1997 <sup>b</sup>	1.67	0.16	2.89	0.65

<sup>a</sup> For this analysis, sexes were pooled, as were birds with and without colour legbands, because neither of these factors influences direct recovery rates.

<sup>b</sup> Note that reporting rates may have increased during this period because of the use of a toll-free telephone number starting in 1995 to report bands.

were about twice those of birds marked concurrently with only legbands (C.M. Francis, unpubl. data). During 1990–1994, mean recovery rates of both adults and young were similar to, but slightly lower than, those estimated for LPB during the same period (Table 2). The estimated adult recovery rate for 1994, based on linear regression over time, was 0.0078 (95% confidence limits 0.002–0.014). These data are consistent with the earlier McC data suggesting that recovery rates may be lower for some of the more western colonies than for LPB, as discussed above (Section 3.2.2). Assuming similar reporting rates at these colonies, as at LPB, these correspond to a kill rate of 0.026 (range 0.007–0.047).

An alternative approach for estimating harvest and kill rates is based on estimates of the total population at the start of the hunting season and the total harvest. Current estimates of the total legal harvest (g) by licensed hunters of Snow Geese in Canada and the United States, based on the harvest survey data, are believed to be reasonably unbiased (Cooch et al. 1978; Geissler 1990), although this must be taken partly on faith, as there are many uncertainties related to questionnaires that are not returned, as well as to the kill by unlicensed hunters. On the other hand, estimates of the population at the start of the hunting season are not available directly. Francis et al. (1992a) used midwinter inventory data (N) to derive a crude estimate of directions of change in harvest rate with the formula  $g/(g + N)$ . However, that approach is not suitable for quantitative measures of harvest rates, for several reasons. First, the midwinter inventory is, at best, only an index of the total population, which may represent less than 50% of the true winter population (e.g., Kerbes 1975). Without an estimate of the correction factor required to convert midwinter counts to total population size, g and N cannot meaningfully be added together. Second, the proportion of the population counted on the midwinter survey has likely been changing over time, as increasing proportions of Snow Geese winter in agricultural fields away from the coast. Third, the midwinter survey takes place before the end of the hunting season, so that part of the harvest (g) represents birds counted in the midwinter survey. Fourth, the preceding equation does not consider crippling loss and natural mortality between the start of the hunting season and the time of the midwinter survey. Fifth, the

midwinter survey does not differentiate between Ross' Geese *Anser rossii* and white-phase Snow Geese, which have potentially been increasing at different rates. Finally, harvest rates differ by age class, but the midwinter survey provides no information on the age composition of the population (although age composition has been estimated for flocks in some areas since the 1950s; U.S. Fish and Wildlife Service 1997).

An alternative source of information on population size is from counts of breeding colonies (Fig. 3). These counts, based mostly on aerial photography, are believed to provide reasonable estimates of the number of breeding individuals on each colony surveyed (Kerbes 1975, 1994; Alisauskas et al. 1998). These surveys have not been carried out every year, but, during 1997 and 1998, all known moderate to large breeding colonies in the Arctic were surveyed (Fig. 3). The total estimated breeding population in those colonies at that time was 4.38 million adults. This underestimates the total population to the extent that geese are nesting in colonies that were not surveyed or were outside the boundaries that were surveyed. The extent of the underestimate is thought to be small (R.H. Kerbes, pers. commun.), but it is obviously unknown. In contrast, this could overestimate the 1994 population to the extent that the population continued to grow through 1997–1998. To estimate the number of adults in the fall flight in 1994, we assume that those two factors cancelled each other out. We also assumed that the numbers of these geese that were harvested in other flyways (e.g., the Pacific Flyway) were comparable to the numbers of geese from more western colonies (e.g., Banks Island) that were included in the Central Flyway harvest. To estimate the adult harvest rate in 1994, we also need to estimate the number of nonbreeding adult geese present during the fall flight. We used matrix models, with the same parameters as the models of Rockwell et al. (1997), to estimate the nonbreeders at 28% of the number of breeding geese (E.G. Cooch, unpubl. data). This is similar to the proportion of nonbreeders estimated by Alisauskas et al. (1998) to be present on the colony at QMG (32% of the number of breeders). Using the mean of these two estimates (30%), we estimated the fall flight in 1994 at approximately 5.6 million adults. The mean total harvest during 1985–1994, which was similar to the estimated harvest in 1994, was 400 000. The estimated average age ratio in the harvest during this period, based on parts surveys by the U.S. Fish and Wildlife Service and the Canadian Wildlife Service, was 0.575. Thus, the estimated adult harvest was 230 000, and the estimated harvest rate was  $230\,000/5\,600\,000 = 0.04$ . Allowing for a retrieval rate of 0.80, as we did in the recovery rate analysis, this represents a kill rate of 0.05. This is close to the estimated kill rates obtained from recovery rate analyses, especially considering the unknown precision and accuracy of most of the parameters used in obtaining the estimates.

#### 4.2 Estimated survival in 1994

If mortality associated with hunting is additive to other sources of mortality, and if nonhunting mortality has not changed over time (as was assumed in the Original Model), then it follows that a decrease in harvest rates, as indicated by the decline in recovery rates, should be associated with an increase in survival rates. To test this, again

using banding data from LPB, we used SURTIV (White 1983) to estimate adult survival rates using models derived from those in Brownie et al. (1985). We used data from birds banded as both adults and immatures. The most general model we fitted allowed all survival and recovery rates to vary among years (model H1). However, adult survival rates were estimated with very poor precision from that model, especially in recent years, owing to declining sample sizes banded as well as declining numbers recovered. To increase sensitivity for detecting changes in survival rates, we then fitted a model in which survival rates were constrained to be constant over each five-year period from 1970 to 1994 (the final year for which survival rates could be estimated, because banding stopped in 1995). We compared this with models in which survival was constrained to be constant for the final 15 or final 10 years of the period, corresponding with the assumptions of the models of Rockwell et al. (1997).

For data from both male and female Snow Geese, the most parsimonious model, as determined by the Akaike Information Criterion, allowed adult survival to differ among five-year periods, with the final five-year period different from earlier five-year periods (Table 3). In a one-tailed test of the hypothesis that mean adult survival rates increased in the final period (as predicted by the change in harvest rates), versus the hypothesis that they had not increased, the hypothesis of no change was rejected for males and females ( $P < 0.05$  in both cases).

We also estimated survival rates based upon adult banding data from 1989 to 1995 at QMG. We used the same criteria as in the recovery rate analysis, except that we also included 1989 data (the start of banding at that site) to increase the sample. Although precision was poor, the mean estimates for both sexes were remarkably close to the most recent estimates for LPB (Table 3), reaffirming the suggestion that adult survival rates are currently higher than postulated by Rockwell et al. (1997).

Although it seems likely that survival continued to increase from 1990 to 1994, our best estimates of survival rates for 1994 from these models are the estimates of mean survival during the final period, of approximately  $s_i = 0.94$ . Unfortunately, even if we pool data from males and females, the standard error (SE) of this estimate from LPB is relatively high at  $\pm 0.029$ . This corresponds to 95% confidence limits for survival between 0.88 and 1.0, representing mortality rates between 0.12 and 0.0.

An alternative approach to estimating survival rates for 1994 is to model survival as a linear function of recovery rates (Francis et al. 1992a). Following Francis et al. (1992a), we fitted this model using data from birds banded only as adults, with males and females pooled. The resultant model, including data from 1970 to 1995, was nearly identical to that derived by Francis et al. (1992a) using only data through 1988:  $s_i = 0.92 - 2.9f_i$ , where  $s_i$  is adult survival rate in year  $i$  and  $f_i$  is the adult recovery rate in year  $i$ . Based on our earlier estimate of 0.011 for the recovery rate in 1994, this suggests a survival rate that year of 0.89, near the lower confidence limit of the direct estimate. A third approach is to model survival as a linear function of time. Although survival obviously cannot increase indefinitely in a linear fashion, this model was an equally good fit to the regression in relation to recovery rates within the range of years analyzed (1970–

**Table 3**  
Adult survival rates of Lesser Snow Geese banded at La Pérouse Bay, Manitoba, and Queen Maud Gulf, Nunavut, from 1970 to 1995 by five-year periods<sup>a</sup>

Location/time period	Male survival rate		Female survival rate	
	Mean	SE	Mean	SE
<b>La Pérouse Bay</b>				
1970–1974	0.80	0.019	0.80	0.020
1975–1979	0.82	0.015	0.81	0.017
1980–1984	0.86	0.014	0.84	0.017
1985–1989	0.86	0.018	0.83	0.020
1990–1994	0.94	0.039	0.94	0.042
<b>Queen Maud Gulf</b>				
1989–1995	0.94	0.063	0.92	0.064

<sup>a</sup> Parameters were estimated with SURVIV, independently for each sex, using a model that assumed that adult survival remained constant within each five-year period, but immature survival rates and all recovery rates varied among years (birds banded as immatures were included in the analyses for La Pérouse Bay only).

1994). The estimated survival rate for 1994 from this model was 0.91.

#### 4.3 Impact of revised parameters on required harvest estimates in 1994

In the preceding sections, we estimate adult kill rates for 1994 at 0.026 and 0.036 based on recovery data from QMG and LPB, respectively, or at 0.05 based on estimates of total harvest and total fall adult population. The differences between QMG and LPB were similar to the differences between McC and LPB in the late 1970s. The lower values based on banding data could be due to any of several factors: (1) reporting rates of banded birds were lower than we assumed (despite two independent derivations of a similar value); (2) harvest rates from at least one of these colonies were lower than the mean for the population; (3) the harvest surveys are biased high, perhaps because of nonresponses; or (4) the fall flight of adults was underestimated, perhaps as a result of overlooked colonies, inaccurate counts, or a proportion of nonbreeders that was higher than estimated. There are insufficient data to determine which of these may be most important; in any case, standard errors are not available for several of the components of both estimates. We suspect that the estimate of 0.026, although potentially appropriate for some colonies, is too low for the mid-continent population as a whole, because this implies that either fall flight of adults was twice as high as we estimated or that actual harvests average only half as large as estimated by harvest surveys. Although errors of this magnitude are possible, they seem unlikely, so we will restrict our analyses to the range from 0.036 to 0.05 (if 0.026 was correct, the required increase in harvest would be even greater than we estimate).

Direct modelling of survival suggests a value of 0.94 for both LPB and QMG, but, as noted above, the confidence limits are fairly wide. Comparison with the preceding estimates of kill rate suggests that these estimates are probably too high, as they imply a natural mortality rate ( $E$ ), based on equation 1, between 0.01 and 0.03. These are considerably lower than the estimate of  $E = 0.08$  derived from the long-term relationship between recovery and survival rates at LPB (Francis et al. 1992a). They are also much lower than mortality estimates from a nonhunted population of

Barnacle Geese *Branta leucopsis* (Owen 1984), although the latter may be expected to be greater than for Snow Geese because of a longer, more arduous migration flight over the ocean. Although ready availability of food on staging and wintering areas may have led to low natural mortality of adult Snow Geese, it seems unlikely to be less than 0.03, and it could well be higher. Estimated survival from long-term models was between 0.89 and 0.91, implying natural mortality rates between 0.04 and 0.08. The true average value for the population in 1994 was likely between these limits of 0.89 and 0.94, so we base our analyses on these limits.

Based on the models of Rockwell et al. (1997),  $s_a$  must be reduced to 0.795 to reduce  $\lambda$  to 0.95 and to 0.72 to reduce  $\lambda$  to 0.85. From equation 4, for the ranges of parameters just mentioned, we estimate that an increase in kill rate between three- and fivefold would have been required to reduce  $s_a$  to 0.795 in 1994, and between 4.5- and 7.3-fold to reduce  $s_a$  to 0.72 (Fig. 4). These results contrast with the conclusions of Rockwell et al. (1997) that doubling the kill rate for the first rate and tripling it for the latter rate would have been sufficient. Furthermore, as we noted in Section 3.2.3, reducing survival to 0.80 may not be sufficient to reduce  $\lambda$  below 1.0, so the estimates for  $s_a = 0.72$  may be more appropriate.

If we consider the total estimated harvest during 1994 of 230 000 adults (see above), a three- to fivefold increase (as required to reduce  $s_a$  to 0.795) implies a harvest between 0.7 and 1.1 million adult geese, whereas a 4.5- to 7.3-fold increase (to reduce  $s_a$  to 0.72) implies a harvest between 1.0 and 1.6 million adults. Assuming an age ratio of 57% adults in the harvest, these ranges correspond to a total harvest (including young birds) somewhere between 1.2 and 2.8 million geese.

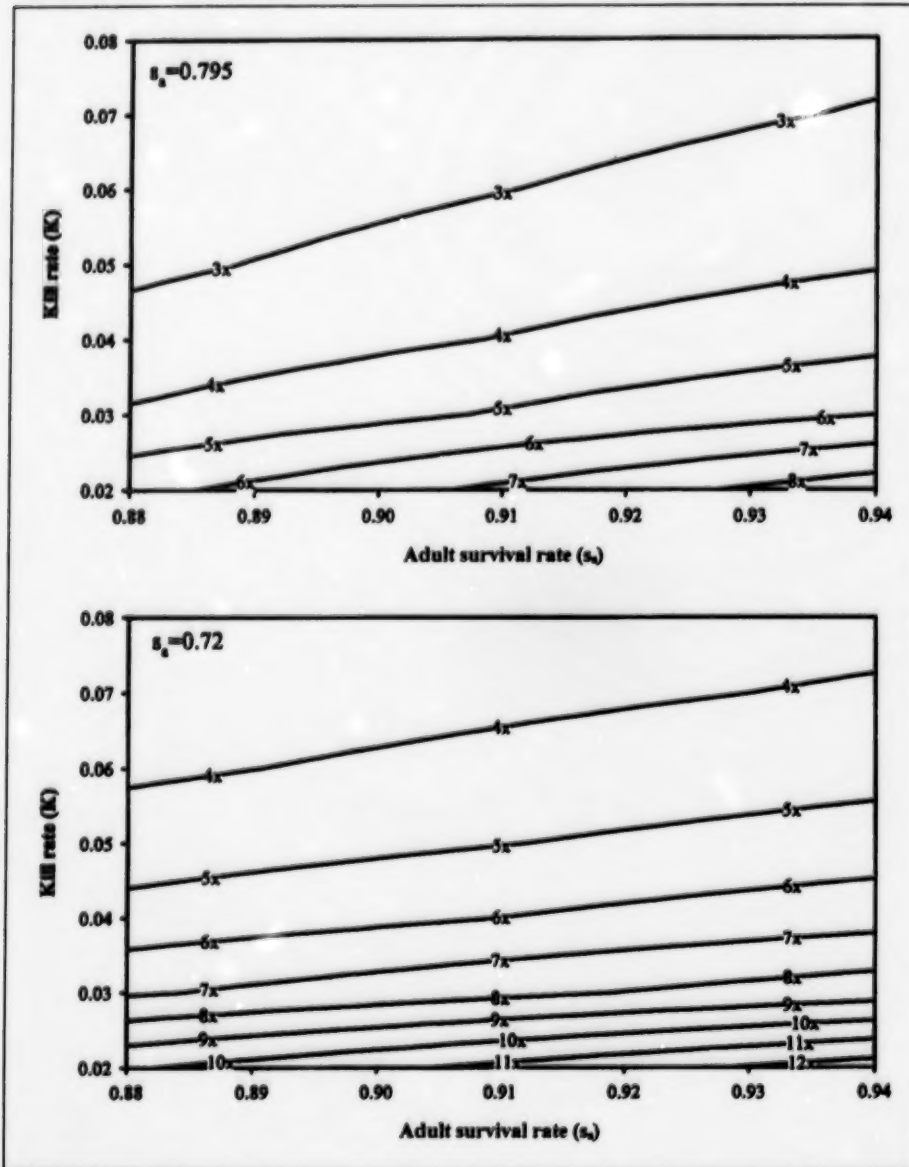
#### 4.4 Predicted increase required for 1999

Survey data indicate that the Snow Goose harvest has increased since 1994, with the total estimated harvest for 1997 about 80% higher than the 1985–1994 mean (Table 1). Mean recovery rates of geese marked at QMG were about 60% higher in 1995–1997 relative to 1990–1994 (Table 2), suggesting that this increased harvest led to increased harvest rates. However, the increased recovery rates could also be due to the introduction of a toll-free telephone number to report goose bands in 1995, as well as increased efforts to promote band reporting. Thus, we cannot use these recovery rates to estimate harvest and kill rates directly. Instead, we predict the required harvest for 1999 based on estimated changes in population size. We note that even an 80% increase in harvest was far less than our minimum estimate of a threefold increase required to stop population growth. If the population continued to grow at 5% per year ( $\lambda = 1.05$ ), it would be about 27% larger in 1999 than it was in 1994. Even allowing for some reduction in the growth rate due to increased harvest, it seems likely that the population will be at least 20% larger in 1999 than it was in 1994. Under this assumption, the total harvest required to control the population in 1999 would be about 20% higher than was estimated in the previous section. Thus, the total required harvest would be between 0.85 and 1.9 million adults, which, assuming no changes in age ratios (the estimated age ratio in the 1997 harvest was again 57%), represents between 1.5 and



**Figure 4**

Effect of different values of current adult survival and kill rate on estimated increase in kill rate needed to reduce adult survival to 0.795 or 0.72, the values required to achieve growth rates of  $\lambda = 0.95$  and 0.85, respectively, based on the assumed matrix in the Original Model of Rockwell et al. (1997). Lines represent pairs of survival and kill rate values corresponding to a specified number of times increase in kill rate. For example, if current adult survival rate is 0.91 and current kill rate is 0.04, then reducing  $s_a$  to 0.795 will require an approximately 3.8- to 4.0-fold increase in kill.



3.4 million geese. Relative to the most recent harvest estimate available, of 720 000 birds for 1997, this corresponds to a further 2.1- to 4.7-fold increase.

If we assume that the harvest and fall flight estimates we used for 1994 were reasonably accurate and that  $s_a$  must be reduced from 0.89 to 0.72 to ensure adequate reduction in the population, then our best estimate of the required harvest in 1999 would correspond to about 2.1 million geese out of a predicted fall flight of 9.2 million geese (assuming 20% growth from 1994 to 1999 and 27% immatures in the flight). However, we caution that we cannot be sure that harvest or breeding population estimates are more accurate than

estimates from recovery rates, and the required harvest could be anywhere between 1.5 and 3.4 million, based on our current knowledge.

## 5. Discussion

We agree with Rockwell et al. (1997) that a deterministic stage-based matrix model can be a valuable tool for modelling demography of animal populations, including Snow Geese. However, as was shown by Francis et al. (1992a), there have been long-term changes in survival rates of both adult and immature geese, as well as large annual



fluctuations in productivity and postfledging survival. Under these circumstances, the stable age distribution assumed in the standard analyses of matrix models will not be reached (Caswell 1989), and use of mean values of demographic parameters, especially survival rates, may be of limited utility for population modelling. Although it is still possible to use matrix population models, their predictions will be accurate only if the model parameters include the current age distribution of the population and current values of demographic parameters. Furthermore, the ability of the model to predict beyond the immediate future will depend upon the extent to which it models changes in these demographic parameters and the precision to which they can be estimated. As Figure 4 clearly shows, the relative increase in kill needed to achieve management objectives is very sensitive to estimates of adult survival and kill rates.

In this paper, we have concentrated on estimating these two demographic parameters. We have accepted, for the moment, the assumptions in the Original Model regarding most parameters, such as mean age-specific reproductive output, but we have shown that the values used by Rockwell et al. (1997) for survival and kill rates were not appropriate for the mid- to late 1990s. We predict that the harvest must be increased 1.5- to 3.0-fold more than was estimated in the Original Model to achieve the required reductions in adult survival rates.

The preceding estimates (like those presented in the Original Model) were calculated in terms of increasing adult harvest but are expressed in terms of increases in the total harvest, assuming no long-term change in age ratios in the harvest. Because the reproductive value of young birds is substantially less than that of adults, the increased harvest of young birds will have a proportionately much smaller effect on population growth (E.G. Cooch, J.D. Lebreton, and F. Cooke, unpubl. data), but it will still have an effect. Using a model developed by Francis (this volume), we estimated that a threefold increase in the total harvest would be roughly equivalent to a fourfold increase in the adult harvest with no change in the immature harvest (C.M. Francis, unpubl. data). Considering that harvest rates of immature geese have also been decreasing over time (as indexed by recovery rates; Table 2), an increase in their harvest is probably required to meet the assumptions of the Original Model. Whether this should be increased by more or less than the adult harvest could be determined only by revisiting all of the assumptions of the Original Model, which is beyond the scope of the current paper.

It is worth noting that if it were possible to increase the proportion of adults in the harvest by selectively shooting adults or by hunting in areas or at times when adults are more vulnerable, this would reduce the amount of increase required in the total harvest. On the other hand, if an increase in the overall harvest resulted in a higher proportion of immature birds being taken, then an even greater increase in the total harvest would be required to achieve the desired growth rate targets.

Although we have concentrated on the consequences of using inappropriate values of survival and recovery rate estimates, there is a need to reconsider other assumptions in the Original Model. Here, we restrict ourselves to outlining some of the possible variations to the assumptions that need to be considered. If management actions are to be taken based upon these models, we feel that it should be a very

high priority to develop new models to test the effects of varying these assumptions.

One of the more critical assumptions was that  $\lambda$  was stable over time and that 1.05 was an accurate estimate of  $\lambda$ . Rockwell et al. (1997) constructed a matrix based upon the best available estimates of individual parameters and found that the estimated growth rate was higher than suggested by measures of change in overall population size. They then argued that, because some of the input parameters of the model were not well measured (e.g., the proportion of adult females that breed each year), it was appropriate to adjust some of the other parameters to match the observed  $\lambda$ . We agree that poorly measured parameters should be adjusted to match those that are measured more precisely.

Unfortunately, there is some uncertainty about the population growth rate over the period in question. The estimate of 1.05 reported by Rockwell et al. (1997) was derived incorrectly from the midwinter surveys by a simple linear regression of abundance against year for the period 1970–1994. A more appropriate analysis of the midwinter surveys, using the logarithm of abundance against year, gives  $\lambda = 1.03$  for the period 1970–1997 or  $\lambda = 1.04$  for the period 1961–1997 (Fig. 2). Assuming a constant growth rate, constant harvest, and asymptotic age distributions,  $\lambda$  can also be estimated from changes in recovery rate. Under these assumptions, population size at any time  $t$  is given by:

$$N_t = N_0 \lambda^t$$

and recovery rate at time  $t$  is:

$$f_t = f_0 \lambda^{-t}$$

Based on recovery rate estimates from either LPB or CHM (Francis et al. 1992a),  $\lambda$  was 1.06, which is higher than estimates from winter counts. Allowing for the slight decrease in harvest between 1970 and 1995 (Table 1), 1.05 may be consistent with these estimates.

The parameter  $\lambda$  can also be estimated from breeding ground counts. Most of the colonies in the central and eastern Canadian Arctic were surveyed using aerial photography, combined with some ground counts, in 1973 (Kerbes 1975) and again in 1997–1998 (Alisauskas et al. 1998; R.H. Kerbes, pers. commun.; Fig. 3). Interpolating estimates for colonies that were surveyed in other years, the total mid-continent population increased from about 1.1 to 4.19 million breeding adults, which corresponds to  $\lambda = 1.057$ . Some colonies, such as those around QMG, have been growing much more quickly (Alisauskas et al. 1998), but this may be due partly to immigration from other colonies that have been declining. This  $\lambda$  is similar to the estimate derived from the recovery rate analysis and substantially higher than the estimate from winter counts: over a 25-year period, a growth rate of 1.057 corresponds to a fourfold increase, while a growth rate of 1.031 represents only a 2.1-fold increase.

Even if the mean value of  $\lambda$  has been close to 1.05 over the study period, there is reason to believe that  $\lambda$  may have changed over time, because survival rate has been increasing. If this has not been compensated by reductions in other demographic parameters, then  $\lambda$  must have been increasing as well. If  $\lambda$  was actually higher than 1.05 in 1994, then the Original Model may have underestimated the extent to which survival rates need to be reduced to cause the

population to decline. As noted above (Section 4.3), the Original Model suggested that  $s_r = 0.795$  would be sufficient to reduce  $\lambda$  to 0.95, whereas empirical data from LPB indicate that adult survival was approximately equal to that value from 1970 to 1978 (Francis et al. 1992a), a period when the population was increasing rapidly. This discrepancy could be due to use of inappropriate fecundity parameters owing to incorrect assumptions about  $\lambda$  and whether it was changing over time.

The issue of possible density-dependent processes should also be considered. The parameters used in the Original Model were derived from a colony that had large reductions in reproductive output and immature survival rates between the early 1970s and the late 1980s. The Original Model assumed that reproductive output was constant over time and that Snow Geese, considering the mid-continent population as a whole, avoided density-dependent reductions in reproductive output by moving to new breeding sites when conditions deteriorated at any given locality. Indeed, analyses of age ratios in the long-term harvest data provide no evidence for long-term reductions in productivity (C.M. Francis, unpubl. data). However, some of the values used in the Original Model were based upon mean values from 1973 to 1984. Rockwell et al. (1997: 83) assert that, during this period, "the vegetation at La Pérouse Bay was above the threshold for adequate foraging and gosling growth," but this is not consistent with the observations that growth (Cooch et al. 1991) and survival rates (Francis et al. 1992a) of immature geese had already declined dramatically by 1978. Without revisiting all of the assumptions of the Original Model, it is unclear how this may affect the conclusions.

If density-dependent effects were causing changes in the nonhunting mortality rate  $E$ , this would also affect the conclusion. Increased nonhunting mortality of immature Snow Geese was demonstrated at LPB, apparently as a result of deterioration of feeding conditions on their breeding colony (Francis et al. 1992a). Although some geese, especially young ones, may be able to avoid this effect by moving to new breeding areas, many mature adults continue to return to the same breeding areas despite deterioration of the breeding environment (Cooch et al. 1993; Ganter and Cooke 1998). As a result, increasing deterioration of habitat on breeding colonies is likely to have at least some negative effects on population growth. It is conceivable that this could also increase nonhunting mortality of adults, although no data are available to test this. If so, a smaller increase in harvest may be sufficient to reduce survival rates to values necessary to control the population. On the other hand, if  $E$  were increasing as a result of any sort of compensatory effects, then larger increases in harvest might be required, because at least some of the increased harvest might be compensated by reductions in other forms of mortality. Unfortunately, our estimates of  $E$  depend upon the assumption that mortality has been additive, so we cannot test this directly.

The ultimate test of any model will be through measuring changes in growth rate of the population if the harvest is increased. Obviously, close monitoring will be required to measure any such changes in demographic parameters, including population size, growth rate, survival rate, and harvest rate. Such monitoring will not be without considerable financial cost and logistic difficulties. Monitoring survival rates requires continued banding of large

numbers of birds at the same site for many years, preferably sites that have been used extensively in the past. Unfortunately, with the current very low recovery rates, even banding several thousand birds per year may provide survival estimates with insufficient precision to measure the expected changes in survival rates. For example, after banding about 5000 geese at QMG between 1989 and 1996 (excluding neck-collared birds, which differ in recovery and probably survival rates), the 95% confidence limits of mean adult survival for sexes combined ranged from 0.84 to 1.0 (Table 3). These cover a very wide range of population growth rates. Increased recovery rates owing to greater harvest, the recent introduction of toll-free numbers for reporting bands, and efforts to promote band reporting should improve precision. At the same time, some of those measures mean that recovery rates can no longer be interpreted as indices of harvest rates, at least until new estimates of reporting rates are available. Thus, it will also be critical to develop a reward band study for mid-continent Snow Geese to measure the new reporting rates, once the effects of efforts to increase reporting rates have stabilized.

## 6. Management implications

Any mathematical model of population growth in a population of wild animals necessarily involves a simplification of reality, with a variety of assumptions. If the assumptions are appropriately chosen and the critical components of the system are adequately represented, then the model may provide useful predictions of the consequences of various management options. Although the differences between our assumptions and those of the Original Model appear to be quite small, the change in the predictions is very large.

A major recommendation of the Arctic Goose Habitat Working Group of the Arctic Goose Joint Venture was to reduce the population growth rate to an annual level between 0.85 and 0.95 by increasing the harvest to between *two and three times* the mean harvest levels at the time (Batt 1997: 118–119). However, with revised assumptions, which are supported by analyses of recent data, we estimate that a *3.0- to 7.3-fold increase* relative to the harvest at that time would have been required in 1994. Despite a nearly 1.8-fold increase in the estimated harvest by 1997 relative to the earlier mean values, we estimate that a further *2.1- to 4.7-fold increase* would still be required in 1999 to reduce the population adequately. For the mid-continent population, this corresponds to a total harvest, as measured by the harvest surveys, of between 1.5 and 3.4 million geese.

We emphasize the uncertainty in these estimates. If the true value required is close to the higher of these estimates, then achieving the lower value would likely be insufficient to stop population growth. Conversely, if the true value is at the lower limit, then harvest at the upper limit would lead to a much faster decline in the population than intended. We also caution that there is likely to be variation among colonies in current harvest and growth rates. For example, estimated recovery rates from QMG were lower than those from LPB, suggesting that the QMG geese may be subject to lower than average harvest rates. Other colonies may be subject to higher harvest rates. Depending upon the distribution of increased harvest, some colonies could be disproportionately affected by changes in harvest and could decline much more rapidly than others. Finally, we note that

we have considered uncertainty in only some model parameters. There is an urgent need to revisit all of the assumptions of the Original Model and carry out a new modelling exercise, using stochastic rather than deterministic models (Nations and Boyce 1996), to obtain the best possible estimates of the effects of various management actions on the colonies.

Even considering the lower limit of our estimates, managers need to determine whether planned measures will be sufficient to achieve the required changes in harvest. If not, successfully reducing the population could require additional control measures. Efforts to reduce productivity have been suggested, although Rockwell et al. (1997) showed that proportionately much larger changes are required in productivity than in survival parameters. Any alternative options should again be modelled prior to implementation. If management actions are not able to reduce the population growth rate  $\lambda$  to less than 1.0, the population will continue to grow until it is limited by external factors, such as reduced availability of food on wintering or staging areas, loss of habitat on the breeding areas, or large-scale disease outbreaks.

Whatever measures are adopted, continued monitoring of total population size and demographic parameters is essential to determine the effectiveness of those measures. Monitoring should include detailed studies at multiple nesting colonies, to determine whether any colonies are disproportionately affected. Any such monitoring should be preceded by appropriate modelling and power analyses to determine the level of precision with which various parameters can be measured, to ensure optimal allocation of resources among monitoring programs.

## 7. Acknowledgments

We would like to thank Robert Rockwell, Ken Abraham, Gilles Gauthier, Rudi Drent, Dave Duncan, Bruce Batt, Gerry McKeating, Barbara Ganter, Bart Ebbinge, Bob Jefferies, and Stuart Slattery for stimulating discussions on this topic. We especially thank Dave Ankney for helping to draw attention to the issue of "too many geese" and for his valuable review of an earlier version of this paper. We also thank several people for providing data sets used in this paper: Lucie Métras, Louise Laurin, and B.H. Powell for banding and recovery data; Hélène Lévesque for Canadian harvest data; Paul Padding, Sheri Williams, and Dave Sharp for U.S. harvest data; Dave Sharp and Kathy Dickson for winter survey data; and Dick Kerbes for breeding survey data. We also thank the numerous people who helped to collect the banding and recovery data on which these analyses are based. Bird Studies Canada supported, in part, preparation of the manuscript. Hugh Boyd and Peter Blancher assisted us in publication of the manuscript.

## Literature cited

- Abraham, K.F.; Jefferies, R.L. 1997. High goose populations: causes, impacts and implications. Pages 7-63 in B.D.J. Batt (ed.), *Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group*. Arctic Goose Joint Venture Special Publication, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Alisauskas, R.T. 1998. Nutritional ecology and population biology of Ross's Geese. Unpublished progress report, Canadian Wildlife Service, Saskatoon, Saskatchewan. 27 pp.
- Alisauskas, R.T.; Ankney, C.D.; Klaas, E.E. 1988. Winter diets and nutrition of mid-continental Lesser Snow Geese. *J. Wildl. Manage.* 52: 403-414.
- Alisauskas, R.T.; Slattery, S.M.; Kellett, D.K.; Stern, D.; Warner, K.D. 1998. Dynamics of Ross's and Snow goose colonies in Queen Maud Gulf Bird Sanctuary, 1966-1998. Unpublished progress report, Canadian Wildlife Service, Saskatoon, Saskatchewan. 25 pp.
- Ankney, C.D. 1996. An embarrassment of riches: too many geese. *J. Wildl. Manage.* 60: 217-223.
- Bateman, H.A.; Joannet, T.; Stutzenbaker, C.D. 1988. History and status of midcontinent Snow Geese on their Gulf Coast winter range. Pages 495-515 in M.W. Weller (ed.), *Waterfowl in winter*. University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota.
- Batt, B.D.J. (ed.). 1997. Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Arctic Goose Joint Venture Special Publication, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Boyd, H. 1977. Waterfowl hunting by Native people in Canada: the case of James Bay and northern Québec. Pages 463-473 in T.J. Peterle (ed.), *Proceedings of the XIII International Congress of Game Biologists*, Atlanta, Georgia. Wildlife Society of Wildlife Management Institute, Washington, D.C.
- Brownie, C.; Anderson, D.R.; Burnham, K.P.; Robson, D.S. 1985. Statistical inference from band recovery data — a handbook. 2nd edition. U.S. Fish Wildl. Serv. Resour. Publ. 156.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 328 pp.
- Cooch, E.G.; Cooke, F. 1991. Demographic changes in a Snow Goose population: biological and management implications. Pages 168-189 in C.M. Perrins, J.-D. Lebreton, and G.J.M. Hiron (eds.), *Bird population studies: their relevance to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford.
- Cooch, E.G.; Lank, D.B.; Rockwell, R.F.; Cooke, F. 1991. Long-term decline in body size in a Snow Goose population: evidence of environmental degradation? *J. Anim. Ecol.* 60: 483-496.
- Cooch, E.G.; Jefferies, R.L.; Rockwell, R.F.; Cooke, F. 1993. Environmental change and the cost of philopatry: an example in the Lesser Snow Goose. *Oecologia* 93: 128-138.
- Cooch, F.G.; Wendt, S.; Smith, G.E.J.; Butler, G. 1978. The Canadian Migratory Game Bird Hunting Permit and associated surveys. Pages 8-29 in H. Boyd and G.H. Finney (eds.), *Migratory game bird hunters and hunting in Canada*. Can. Wildl. Serv. Rep. Ser. No. 43. 125 pp.
- Ebbinge, B.S.; van der Meulen, H.T.; Smit, J.J. 1984. Changes in winter distribution and population size of Pink-footed Geese breeding in Svalbard. *Nor. Polarinst. Skr.* 181: 11-17.
- Francis, C.M.; Cooke, F. 1992a. Migration routes and recovery rates of Lesser Snow Geese from southwestern Hudson Bay. *J. Wildl. Manage.* 56: 279-286.
- Francis, C.M.; Cooke, F. 1992b. Sexual differences in survival and recovery rates of Lesser Snow Geese. *J. Wildl. Manage.* 56: 287-296.
- Francis, C.M.; Richards, M.H.; Cooke, F.; Rockwell, R.F. 1992a. Long-term changes in survival rates of Lesser Snow Geese. *Ecology* 73: 1346-1362.
- Francis, C.M.; Richards, M.H.; Cooke, F.; Rockwell, R.F. 1992b. Changes in survival rates of Lesser Snow Geese with age and breeding status. *Auk* 109: 731-747.
- Ganter, B.; Cooke, F. 1998. Colonial nesters in a deteriorating habitat: Site fidelity and colony dynamics of Lesser Snow Geese. *Auk* 115: 642-652.



- Geissler, P.H. 1990. Estimation of confidence intervals for federal waterfowl harvest surveys. *J. Wildl. Manage.* 54: 201-205.
- Kerbes, R.H. 1975. The nesting population of Lesser Snow Geese in the eastern Canadian Arctic — a photographic inventory of June 1973. *Can. Wildl. Serv. Rep. Ser. No. 35.*
- Kerbes, R.H. 1994. Colonies and numbers of Ross' Geese and Lesser Snow Geese in the Queen Maud Gulf Migratory Bird Sanctuary. *Can. Wildl. Serv. Occas. Pap. No. 81.*
- Madsen, J. 1991. Geese of the western Palearctic: present status and challenges for research and management during the '90s. *Trans. N. Am. Wildl. Nat. Resour. Conf.* 56: 453-461.
- Madsen, J.; Reed, A.; Andreev, A. 1996. Status and trends of geese (*Anser* spp., *Branta* spp.) in the world: a review, updating and evaluation. *Gibier Fauna Sauvage, Game Wildl.* 13: 337-353.
- Martinson, R.K.; McCann, J.A. 1966. Proportion of recovered goose and Brant bands that are reported. *J. Wildl. Manage.* 30: 856-858.
- Nations, C.S.; Boyce, M.S. 1996. Stochastic demography for conservation biology. Pages 451-470 in S. Tuljapourkar and H. Caswell (eds.), *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems.* Chapman and Hall, New York, N.Y.
- Nichols, J.D.; Blohm, R.J.; Reynolds, R.E.; Trost, R.E.; Hines, J.E.; Bladen, J.P. 1991. Band reporting rates for mallards with reward bands of different dollar values. *J. Wildl. Manage.* 55: 119-126.
- Owen, M. 1984. Dynamics and age structure of an increasing goose population — the Svalbard Barnacle Goose *Branta leucopsis*. *Nor. Polarinst. Skr.* 181: 37-47.
- Prevett, J.P.; Lumsden, H.G.; Johnson, F.C. 1983. Waterfowl kill by Cree hunters of the Hudson Bay Lowland, Ontario. *Arctic* 36: 185-192.
- Reed, A.; Dupuis, P.; Smith, G.E.J. 1987. A survey of Lesser Snow Geese on Southampton and Baffin islands, NWT, 1979. *Can. Wildl. Serv. Occas. Pap. No. 61.* 24 pp.
- Rockwell, R.F.; Cooch, E.G.; Thompson, C.B.; Cooke, F. 1993. Age and reproductive success in female Lesser Snow Geese: experience, senescence, and the cost of philopatry. *J. Anim. Ecol.* 62: 323-333.
- Rockwell, R.F.; Cooch, E.G.; Brault, S. 1997. Dynamics of the mid-continent population of Lesser Snow Geese: projected impacts of reductions in survival and fertility on population growth rates. Pages 73-100 in B.D.J. Batt (ed.), *Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group.* Arctic Goose Joint Venture Special Publication, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Rusch, D.; Caswell, D. 1997. Evaluation of the Arctic Goose Management Initiative. Pages 115-117 in B.D.J. Batt (ed.), *Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group.* Arctic Goose Joint Venture Special Publication, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Sharp, D.E.; Moser, T.J. 1998. Central Flyway harvest and population survey data book. U.S. Fish and Wildlife Service, Denver, Colorado.
- U.S. Fish and Wildlife Service. 1997. Productivity survey of geese, swans and Brant wintering in North America 1997. Office of Migratory Bird Management, U.S. Department of the Interior, Arlington, Virginia. 79 pp.
- White, G.C. 1983. Numerical estimation of survival rates from band-recovery and biotelemetry data. *J. Wildl. Manage.* 47: 716-728.

Annual estimated midwinter survey counts and harvest totals for Lesser Snow Geese in the Mississippi and Central flyways and the Canadian provinces of Ontario, Manitoba, and Saskatchewan from 1970 onwards.\*

Year	No. of Snow Geese (000s)				
	Midwinter survey		Harvest estimates		Canada
	Central	Mississippi	Central	Mississippi	
1970-1971	412.4	654.9	314.3	258.4	-
1971-1972	394.5	937.3	180.7	159.7	-
1972-1973	493.0	532.3	151.1	109.2	-
1973-1974	657.4	532.3	254.8	153.0	-
1974-1975	655.4	441.5	241.3	173.2	-
1975-1976	870.8	691.6	350.1	167.6	80.1
1976-1977	579.0	571.3	256.5	102.3	63.7
1977-1978	1172.9	794.1	306.3	126.8	52.0
1978-1979	772.5	513.0	189.0	133.9	57.6
1979-1980	793.5	594.2	338.4	165.6	122.7
1980-1981	901.7	504.6	251.8	144.4	116.9
1981-1982	925.7	868.3	269.9	110.8	110.0
1982-1983	923.4	832.1	241.7	124.4	107.6
1983-1984	905.5	588.9	245.7	187.2	117.8
1984-1985	980.4	992.7	292.8	101.5	109.6
1985-1986	837.6	611.7	216.9	99.0	140.9
1986-1987	900.5	1013.3	149.9	69.7	84.1
1987-1988	735.9	1014.6	182.6	56.5	100.0
1988-1989	598.1	1358.0	250.8	51.4	98.3
1989-1990	661.3	1063.0	286.3	97.3	125.7
1990-1991	799.9	1335.9	211.8	92.8	89.3
1991-1992	908.4	1113.5	250.0	110.7	91.2
1992-1993	896.0	848.2	149.5	60.2	48.1
1993-1994	1015.2	1185.6	270.2	71.7	73.2
1994-1995	1203.4	1521.7	270.5	99.0	85.1
1995-1996	835.6	1562.6	332.0	191.3	94.2
1996-1997	1208.6	1642.3	299.2	231.1	81.7
1997-1998	1058.7	1918.5	349.0	239.0	132.8

\* Midwinter survey and U.S. harvest data from Sharp and Moser (1998); Canadian harvest data from computer files provided by H  lene L  vesque of the Canadian Wildlife Service.

## Appendix 2

### Appendix 2

#### Effects of colour bands on band reporting and recovery rates

Most geese at LPB were banded with supplementary alpha-numeric coloured legbands. These are often assumed to increase reporting rates, but here we use an indirect approach to show that average reporting rates of these geese are comparable to those of other species of waterfowl, and we also show that reporting rates of geese banded at LPB with and without colour bands were similar.

The reporting rate assumed in the Original Model was 0.38, as taken from studies of Mallard *Anas platyrhynchos* reporting rates (Nichols et al. 1991). This value is similar to that reported by Martinson and McCann (1966) for Canada Geese *Branta canadensis*. Although no direct measures of reporting rates are available for Snow Geese, analyses of the relationship between recovery and survival rates provide independent evidence that this value was reasonable for geese banded at LPB. Francis et al. (1992a) used an ultra-structural model to estimate the relationship between survival rate in year  $i$  ( $s_i$ ) and recovery rate in the same year ( $f_i$ ) as  $s_i = 0.92 - 2.9f_i$ . If we assume that the nonhunting mortality rate is unaffected by hunting mortality (complete additivity), then this equation can be rewritten as  $s_i = s_0(1 - bf_i)$ , where  $s_0 = 0.92$  represents the survival rate in the absence of hunting, and  $b = 2.9/0.92 = 3.1$ . This implies that every bird reported represents 3.1 birds killed, so the correction from kill rate to recovery rate is  $(3.1)^{-1} = 0.32$ . This correction incorporates both the retrieval rate (the proportion of birds killed that are retrieved) and the reporting rate. If we return to the Original Model assumption of a reporting rate of 0.38 and a retrieval rate of 0.8, then the corresponding conversion from kill rate to recovery rate is  $0.8 \times 0.38 = 0.30$ . The similarity of these two values, despite their derivation from independent sources, suggests that they may be close to the true average value for LPB.

To test whether colour bands affected recovery rates directly, we analyzed data for LPB from 1988 to 1993, when some geese received colour bands and standard legbands, while others received only standard legbands. These were not randomly assigned by sex (females were much more likely to receive colour bands than males); however, Francis and Cooke (1992b) showed that, although recovery rates in years after banding differed by sex, owing to emigration of males, there were no differences between the sexes in direct recovery rates. Thus, we could pool across sexes for analysis of direct recovery rates. We compared direct recovery rates relative to presence or absence of colour bands on a year-by-year basis, using composite Z-test analyses (described in Brownie et al. 1985). Separate analyses by year were necessary because recovery rates varied among years, as did the numbers of birds with and without colour bands. There was no evidence that colour bands affected reporting rates (Table A-1). Thus, we conclude that, at least for data from LPB during this time period, colour bands did not lead to any increase in reporting rates.

**Table A-1**

Comparison of direct recovery rates between Lesser Snow Geese banded with supplementary colour bands and without colour bands, La Pérouse Bay, Manitoba<sup>a</sup>

Age	Year	No colour bands			Colour bands			Z'
		No. banded	No. recovered	Rate (%)	No. banded	No. recovered	Rate (%)	
Adult	1988	606	13	2.15	1551	23	1.48	1.08
	1992	913	7	0.77	2377	33	1.39	-1.46
	1993	1199	16	1.33	1198	13	1.09	0.56
	Mean			1.42			1.32	0.10
Young	1988	1292	27	2.09	1383	28	2.02	0.12
	1989	386	4	1.04	462	2	0.43	1.04
	1990	431	10	2.32	417	6	1.44	0.94
	1991	1190	33	2.77	1191	41	3.44	-0.94
	1992	368	8	2.17	406	13	3.20	-0.88
	1993	2189	76	3.47	1213	29	2.39	1.75
	Mean			2.31			2.16	0.82

\* Includes only years with  $\geq 100$  of an age class in each category.

<sup>b</sup> Positive values indicate recovery rates are higher for birds without colour bands, negative values the reverse. None of the differences is significant.

# Snow Geese: Can we pay down the mortgage?

R.F. Rockwell<sup>a</sup> and C.D. Ankney<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Ornithology Department, American Museum of Natural History, New York, N.Y. 10024, U.S.A.

<sup>b</sup> Department of Zoology, University of Western Ontario, London, Ontario, Canada N6A 5B7

We are pleased that Professor Cooke and coauthors (Cooke et al., this volume) have focused on increased harvest of adults as the most efficient way to reduce numbers of Lesser Snow Geese *Anser caerulescens caerulescens* (hereafter referred to as Snow Geese), as was proposed by Rockwell et al. (1997). What remains to be determined is how many adult Snow Geese need to be harvested per year to accomplish the goal of preventing further destruction of Arctic ecosystems. Herein, we will show that despite Cooke et al.'s (this volume) commendable use of current data, some of which were unavailable to Rockwell et al. (1997), they have produced estimates of required harvest that, in absolute terms, are more erroneous (too high) than were those of Rockwell et al. (1997) (too low). First, we will note how several of their assumptions have affected the accuracy and validity of their estimates. Because our goal is to aid in the solution of a current problem, we will limit our commentary to their present-day rather than their historic estimates. Second, we will show that a simpler approach to meeting the goal of reducing the mid-continent Snow Goose population to its target level by the year 2005 is via a constant annual harvest. Finally, we will give our best "guesstimate" of that harvest.

Rockwell et al. (1997) showed that adult survival ( $s_a$ ) has the greatest impact on Snow Goose population growth rate. Subsequent elasticity analyses (R.F. Rockwell, unpubl. data) show that this is true even when the original model is modified to incorporate density dependence, environmental stochasticity, and metapopulation structure. Thus, it is not surprising that  $s_a$  remains a key variable in Cooke et al.'s (this volume) analyses. They estimate that this variable currently ranges from 0.89 to 0.94 and base their harvest projections on this range. Although we can accept the lower estimate, the upper one is far too high. One of the best estimates of the growth rate of the mid-continent population of Snow Geese is based on Kerbes' breeding colony surveys done in the early 1970s and late 1990s (R.H. Kerbes, pers. commun.) and assumes no systematic change in breeding propensity or nesting success. Although we agree with Cooke et al. (this volume) that there is some variation among the growth rates of specific colonies and some variance associated with an overall estimate, the current point estimate for the overall mid-continent population is between 1.053 and 1.057 (R.F. Rockwell, unpubl. data, and Cooke et al., this volume, respectively; both based on R.H. Kerbes, pers. commun.). Substituting  $s_a = 0.94$  into Rockwell et al.'s

(1997) projection matrix for the mid-continent population (rather than the original  $s_a = 0.88$ ) leads to an estimated growth rate of  $\lambda = 1.11$ , which far exceeds the current estimate of  $\lambda \approx 1.05$ . Of course, it is possible that estimates of reproductive success and/or juvenile survival in that original matrix were too high for the present; perhaps they declined during the period when adult survival purportedly increased to 0.94, thereby reducing population growth rate in a compensatory fashion. However, given the low elasticity of those variables, such a decline would have had to have been large. We examined this further and found that a 42% reduction in either variable (to 58% of its original value) or a 24% reduction in both would be required to compensate for the 7% increase in adult survival from 0.88 to 0.94. We feel that such an increase is unrealistic, especially in the face of unpublished analyses (cited in Cooke et al., this volume, Section 3.2.3) that age ratios and fecundity of the mid-continent population have not changed over time. We feel that their estimate of 0.94 for adult survival is biologically unrealistic and that harvest projections from it are not meaningful. (No doubt about it, Snow Geese are survivors, but parrots and albatrosses they ain't.)

A stated goal of the Arctic Goose Habitat Working Group was "to reduce the population growth rate to some sustained level with  $\lambda < 1.0$ " (Rockwell et al. 1997: 99) and monitor the resulting population size and its continuing impact on the Arctic ecosystem. To provide managers with some flexibility, scenarios were developed for reductions in adult survival that led to population growth rates of  $\lambda = 0.85$  and  $\lambda = 0.95$ . Cooke et al. (this volume) assert that it may be prudent to use the estimated adult survival associated with  $\lambda = 0.85$  "to ensure that realized growth rate is actually  $\lambda < 1.0$ ." This appears to stem, in part, from their uncertainty as to whether the original projection matrix, based primarily on data from La Pérouse Bay, is accurate for the entire mid-continent population, owing to potential heterogeneity among nesting colonies in reproductive success or survival or to changes in these variables over time. However, as indicated above, their analyses found no change in age ratio (or fecundity) over time. Moreover, their most reasonable estimate of current adult survival of 0.89 (the one they use for their "best" projection — Section 4.4) is not that much higher than the original value of 0.88 and, if substituted, would lead to the mid-continent population growing at  $\lambda = 1.06$ . However, given that such a matrix differs from the original only by adult survival, the estimate of adult survival

required to achieve  $\lambda = 0.95$  remains the same at  $s_a = 0.795$ . As such, harvest projections based on this reduced value for adult survival should lead to a declining mid-continent population.

In fact, if we view the matrix as a mean with elements that vary stochastically over time and incorporate the reduced adult survival of  $s_a = 0.795$ , then the average growth rate of the stochastically growing population will actually be less than  $\lambda = 0.95$ , and the population will decline faster than 5% annually (average growth rate *sensu*  $\ln(\lambda)$  of Caswell [1989], and Tuljapourkar [1990]). Although we agree that using adult survival associated with a deterministic growth rate of  $\lambda = 0.85$  will reduce the population faster, it is not clear to us why such an approach is more prudent given that the goal is to reduce the population size with  $\lambda < 1.0$ . Clearly, use of the  $\lambda = 0.85$  adult survival target will require a higher annual harvest.

Cooke et al. (this volume, Section 4.4) provide a "best estimate" of 2.1 million geese as the 1999 harvest required to adequately reduce the population, assuming a current value for adult survival of 0.89 and a target survival value of 0.72, corresponding to  $\lambda = 0.85$ . They note that there is uncertainty associated with this and suggest that the real estimate could be between 1.5 and 3.4 million birds. While we generally applaud the presentation of ranges, in this case it is misleading. The upper estimate assumes that current adult survival is 0.94 and uses the target survival value associated with  $\lambda = 0.85$ . As noted above, the former is biologically unrealistic and the latter is more extreme than needed to begin reducing the population. Using their method but restricting it to the more reasonable adult survival estimate of 0.89 and an average of their two estimates of recovery rate, we find the limits of 1.6 and 2.5 million geese, corresponding to reduction rates of 5% and 15%, respectively, in the first year. We think this is a biologically more meaningful range of estimated harvest given a goal of reducing the mid-continent population by a fixed annual rate.

To avoid its misuse, it is important to stress that Cooke et al.'s (this volume) estimate of 2.1 million geese is the total harvest for the *first year only* of a fixed annual rate reduction program. As is thoroughly explained in Rockwell et al. (1997), because such programs assume that the hunter harvest rate is a constant over the management period, the number of geese in the total harvest will necessarily decrease each year as the population declines. Representatives of at least one group that is critical of Snow Goose management plans have (inadvertently?) multiplied such first-year estimates by the projected management period to obtain absurdly high values for total harvest and then used them in arguments against the management program.

Although the foregoing method will lead to a decline in Snow Goose numbers, we feel that a more realistic alternative is to reduce the population by a fixed *number* rather than by a fixed *rate* each year. This is analogous to paying down a mortgage whereby a fixed amount is paid each month (or year) so as to pay off the principal in a fixed time given a fixed interest rate. Notably, in the first year of the mortgage, most payment goes to interest costs and little to reducing the principal. In subsequent years, increasing amounts go towards the principal.

For mid-continent Snow Geese, if we use Cooke et al.'s (this volume) adult fall flight estimate for 1994 of 5.6 million, their 20% growth rate for 1994–1999 (i.e., an annual

**Table 1**

Projections of mid-continent Lesser Snow Geese from 1998 through 2006 using a fixed annual total harvest number and estimates in Cooke et al. (this volume)

Year	Total fall flight population (millions)	Total harvest <sup>a</sup> (millions)	Annual growth rate
1998	8.87	1.41	
1999	8.33	1.41	0.94
2000	7.72	1.41	0.93
2001	7.01	1.41	0.91
2002	6.20	1.41	0.88
2003	5.28	1.41	0.85
2004	4.21	1.41	0.80
2005	3.00		0.71
<b>1997 harvest rate<sup>b</sup></b>			
2005	3.00	0.25	
2006	3.11		1.037
<b>Readjusted harvest<sup>c</sup></b>			
2005	3.00	0.34	
2006	3.00		1.00

<sup>a</sup> The estimate of 1.41 million is from  $0.8 \times C$ , where 0.8 is the retrieval rate and C is:

$$C = \frac{N_i \phi^{\lambda_i} - N_{\text{HH}}}{\sum_{j=1}^i \phi^{\lambda_j} - \lambda_j}$$

where:

$N_i = 8.87$  million

$N_{\text{HH}} = 3.00$  million

$i = 7$

$\lambda = 1.037$

$\phi = 1 + [(0.73 \times 0.0915) / 0.635]$

where:

0.73 is the proportion of adults in fall flight

0.0915 is hunter kill rate estimated from 1997 harvest and fall flight

0.635 is the proportion of adults in the harvest (correct correspondent to Cooke et al.'s [this volume] harvest age ratio of 0.575)

<sup>b</sup> If harvest in 2005 is reduced to the rate associated with the 1997 harvest, the population will grow.

<sup>c</sup> If harvest is readjusted using the fixed-number approach, the population does not grow.

interest rate of 3.7% [ $\lambda = 1.037$ ]), and their estimate of 27% juveniles in the fall flight, then the projected total fall flight in 1998 was 8.87 million. This is the principal, and the question becomes: "How large is the annual payment (harvest) required to reduce a mortgage of 8.87 million Snow Geese to a specified target in a fixed time period given a 3.7% interest rate?" Unlike most mortgages where the target is zero, the goal of the Arctic Goose Habitat Working Group (Batt 1997: 118) was to reduce the mid-continent population to 50% of its current numbers by 2005. Using Abraham and Jefferies' (1997) upper estimate for 1994 of 6 million (which was then "current"), the target is 3 million, which is about one-third of the now-current number. Given these estimates and the most recent (1997) harvest statistics (required since the population growth rate reflects reproductive success and mortality, some of which stems from harvest), simple calculations show that the required annual harvest (payment) is 1.41 million.

We summarize an example projection using the fixed-number method in Table 1. The declining annual population growth rate through 2005 reflects the shift, noted



above, from "more interest" in the payment to "more principal" as the mortgage period proceeds. To compare projections from this method to one based on a fixed rate of reduction, we note that our example corresponds to an overall fixed annual reduction rate of 14.5% ( $\lambda = 0.857$ ). Using the corresponding target annual adult survival rate of 0.725 from Rockwell et al. (1997) and the same example estimates from Cooke et al. (this volume), the first-year total harvest required under a fixed-rate program is 2.12 million — a value 50% higher than that required under the fixed-number method.

It is important to stress that our method achieves the target population size of 3 million in 2005 using a fixed total number of geese in the annual harvest. If that fixed harvest is removed after the target date and harvest returns, for example, to a total based on the harvest rate that existed before the reduction program, then the population will begin growing at the original rate (Table 1). Again using the 1997 harvest rate estimates as a basis, if we readjust harvest from 0.25 million to a fixed total of 0.34 million, the population does not grow ( $\lambda = 1.0$ ). The small size of this adjustment (0.09 million) shows how reasonably the mid-continent population can be managed at a level more in tune with its Arctic ecosystem *once its numbers are reduced*. This small number also provides some insight as to how the population might have gotten out of hand. Small payment shortfalls will be quickly translated into increased principal and rapidly accruing compound interest. Such extreme sensitivity is an inherent property of fixed-number harvests and is the reason management plans using such strategies must be closely monitored (e.g., Cooch et al., in review). We note that close monitoring is also required for fixed-rate strategies, as explained in Rockwell et al. (1997).

We think that reducing the Snow Goose population by a fixed number per year is a sensible approach given that there is a relatively fixed number of Snow Goose hunters who will hunt a relatively fixed number of days per year. Further, we think that an annual harvest of 1.41 million Snow Geese is easily attainable by these hunters and, perhaps, more easily monitored than recovery and harvest rates associated with fixed-rate strategies. In the 1997–1998 season, before any special seasons or regulations were in place, hunters harvested 720 000 mid-continent Snow Geese, more than 50% of the target number. Information provided by representatives from the Central and Mississippi flyways indicates that more than 1 million Snow Geese were harvested during the 1998–1999 season. This is a remarkable accomplishment, given that only 14 of 24 states and one Canadian province used at least some of the special options that became available for only the latter part of the 1998–1999 season.

We are confident that, given the opportunity, hunters can easily exceed the target harvest of 1.41 million Snow Geese, especially in the first several years of this endeavour. Note that any excess harvest in the first years reduces the need to harvest as much in later years (analogous to making "extra" payments on a mortgage). Such savings will also accrue from the adult bias in harvest that appears to occur, at least initially, using electronic callers (A.D. Afton, pers. commun.) or that which should occur in low-productivity years. The increased harvest not only will begin solving the problem but also will provide part of the data critical for monitoring the mid-continent population. We must now

focus on the various analyses and research projects that are needed to evaluate our first attempts to manage an overabundant waterfowl population and to improve our estimates of its demographic variables. There is much that can be learned about Arctic ecosystems, Snow Goose dynamics, Snow Goose behaviour, and hunting. So, let's just keep paying down the mortgage.

## Acknowledgments

We appreciate discussions with George Barrowclough, Evan Cooch, and Gançalo Ferraz.

## Literature cited

- Abraham, K.F.; Jefferies, R.L. 1997. High goose populations: causes, impacts and implications. Pages 7–72 in B.D.J. Batt (ed.), Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Arctic Goose Joint Venture Special Publication, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Batt, B.D.J. (ed.). 1997. Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Arctic Goose Joint Venture Special Publication, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 328 pp.
- Cooch, E.G.; Lebreton, J.-D.; Cooke, F. The effects of age-structure on a constant harvest model — applications of a matrix modeling approach. J. Wildl. Manage. (in review).
- Rockwell, R.F.; Cooch, E.G.; Brault, S. 1997. Dynamics of the mid-continent population of Lesser Snow Geese: projected impacts of reductions in survival and fertility on population growth rates. Pages 73–100 in B.D.J. Batt (ed.), Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Arctic Goose Joint Venture Special Publication, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Tuljapourkar, S. 1990. Population dynamics in variable environments. Springer-Verlag, New York.



## Recent publications in the Occasional Papers series

### No. 48

Foraging behaviour of Peary caribou in response to springtime snow and ice conditions, by F.L. Miller, E.J. Edmonds, and A. Gunn. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/48E. Publ. 1982.

### No. 49

A review of some important techniques in sampling wildlife, by A.R. Sen. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/49E. Publ. 1982.

### No. 50

Intensive regulation of duck hunting in North America: its purpose and achievements, by Hugh Boyd. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/50E. Publ. 1983.

### No. 51

Human dimensions of migratory game-bird hunting in Canada, by Shane A.D. Parker and Fern L. Fillion. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/51E. Publ. 1984.

### No. 52

Components of hunting mortality in ducks, by G.S. Hochbaum and C.J. Walters. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/52E. Publ. 1984.

### No. 53

The interpretation of aerial surveys for seabirds: some effects of behaviour, by A.J. Gaston and G.E.J. Smith. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/53E. Publ. 1984.

### No. 54

Waterfowl studies in Ontario, 1973-81, by S.G. Curtis, D.G. Dennis, and H. Boyd, eds. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/54E. Publ. 1985.

### No. 55

The reported kill of ducks and geese in Canada and the USA, 1974-82, by Hugh Boyd. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/55E. Publ. 1985.

### No. 56

Population dynamics of the Common Loon (*Gavia immer*) associated with mercury-contaminated waters in northwestern Ontario, by J.F. Barr. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/56E. Publ. 1986.

### No. 57

The Ring-billed Gull in Ontario: a review of a new problem species, by H. Blokpoel and G.D. Tessier. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/57E. Publ. 1986.

### No. 58

The birds of the Creston Valley and southeastern British Columbia, by R.W. Butler, B.G. Stashnoff, and E. McMackin. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/58E. Publ. 1986.

### No. 59

Estimating densities of birds at sea and the proportion in flight from counts made on transects of indefinite width, by A.J. Gaston, B.T. Collins, and A.W. Diamond. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/59E. Publ. 1987.

### No. 60

Waterfowl breeding population surveys, Atlantic Provinces, by A.J. Erskine, ed. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/60E. Publ. 1987.

### No. 61

A survey of Lesser Snow Geese on Southampton and Baffin islands, NWT, 1979, by A. Reed, P. Dupuis, and G.E.J. Smith. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/61E. Publ. 1987.

### No. 62

Studies of the effects of acidification on aquatic wildlife in Canada: waterfowl and trophic relationships in small lakes in northern Ontario, by D.K. McNicol, B.E. Bendell, and R.K. Ross. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/62E. Publ. 1987.

### No. 63

Bison ecology in relation to agricultural development in the Slave River lowlands, NWT, by H.W. Reynolds and A.W.L. Hawley, eds.  
Cat. No. CW69-1/63E. Publ. 1987.

### No. 64

A simulation model for the Greater Snow Goose population, by J. Gauvin and A. Reed. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/64E. Publ. 1987.

### No. 65

The birds of the Fraser River delta: populations, ecology and international significance, by Robert W. Butler and R. Wayne Campbell.  
Cat. No. CW69-1/65E. Publ. 1987.

### No. 66

Mortality of migratory barren-ground caribou on the calving grounds of the Beverly herd, Northwest Territories, 1981-83, by Frank L. Miller, Eric Broughton, and Anne Gunn.  
Cat. No. CW69-1/66E. Publ. 1988.

### No. 67

Studies of the effects of acidification on aquatic wildlife in Canada: Lacustrine birds and their habitats in Quebec, by Jean-Luc DesGranges, ed. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/67E. Publ. 1989.

### No. 68

Studies of high-latitude seabirds. 1. Behavioural, energetic, and oceanographic aspects of seabird feeding ecology, by W.A. Montevecchi and A.J. Gaston, eds.  
Cat. No. CW69-1/68E. Publ. 1991.

### No. 69

Studies of high-latitude seabirds. 2. Conservation biology of Thick-billed Murres in the Northwest Atlantic, by A.J. Gaston and R.D. Elliot, eds.  
Cat. No. CW69-1/69E. Publ. 1991.

### No. 70

Habitats of the northeast coast of James Bay, by N. Dignard, R. Lalumière, A. Reed, and M. Julien. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/70E. Publ. 1991.

No. 71

Key migratory bird terrestrial habitat sites in the Northwest Territories (2nd edition), by Stuart A. Alexander, Robert S. Ferguson, and Kevin J. McCormick.  
Cat. No. CW69-1/71E. Publ. 1991.

No. 72

Atlas of pelagic birds of western Canada, by K.H. Morgan, K. Vermeer, and R.W. McKelvey.  
Cat. No. CW69-1/72E. Publ. 1991.

No. 73

The Red-throated Loon as an indicator of environmental quality, by D. Lynne Dickson. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/73E. Publ. 1992.

No. 74

Aerial radio-tracking of Whooping Cranes migrating between Wood Buffalo National Park and Aransas National Wildlife Refuge, 1981-84, by E. Kuyt.  
Cat. No. CW69-1/74E. Publ. 1992.

No. 75

The ecology, status, and conservation of marine and shoreline birds on the west coast of Vancouver Island, by K. Vermeer, R.W. Butler, and K.H. Morgan, eds.  
Cat. No. CW69-1/75E. Publ. 1992.

No. 76

Declines in Canadian amphibian populations: designing a national monitoring strategy, by C.A. Bishop, K.E. Pettit, eds.  
Cat. No. CW69-1/76E. Publ. 1992.

No. 77

Studies of high-latitude seabirds. 3. A model of the energy demands of the seabirds of eastern and Arctic Canada, by A.W. Diamond, A.J. Gaston, and R.G.B. Brown (edited by W.A. Montevecchi).  
Cat. No. CW69-1/77E. Publ. 1993.

No. 78

Historical review of water bird populations and annotated list of water birds associated with Burlington Bay, Lake Ontario, 1857-1990, by M.B. Gebauer, R.Z. Dobos, and D. Vaughn Weseloh.  
Cat. No. CW69-1/78E. Publ. 1993.

No. 79

Hydrological classification of Canadian prairie wetlands and prediction of wetland inundation in response to climatic variability, by Ming-ko Woo, Robert D. Rowell, and Robert G. Clark.  
Cat. No. CW69-1/79E. Publ. 1993.

No. 80

Monitoring Thick-billed Murre populations at colonies in northern Hudson Bay, 1972-92, by A.J. Gaston, L.N. de Forest, G. Gilchrist, and D.N. Nettleship.  
Cat. No. CW69-1/80E. Publ. 1994.

No. 81

Colonies and numbers of Ross' Geese and Lesser Snow Geese in the Queen Maud Gulf Migratory Bird Sanctuary, by R.H. Kerbes.  
Cat. No. CW69-1/81E. Publ. 1994.

No. 82

The 1991 International Piping Plover Census in Canada, by S.P. Flemming, ed.  
Cat. No. CW69-1/82E. Publ. 1994.

No. 83

The abundance and distribution of estuarine birds in the Strait of Georgia, British Columbia, by R.W. Butler and K. Vermeer, eds.  
Cat. No. CW69-1/83E. Publ. 1994.

No. 84

Wintering populations of Lesser Snow Geese and Ross' Geese in the Northern Highlands of México, 1988-1990, by Bruce Turner, Roy Tomlinson, Raquel Leyva, and Pablo Dominguez.  
Cat. No. CW69-1/84E. Publ. 1994.

No. 85

Caspian Terns on the Great Lakes: organochlorine contamination, reproduction, diet, and population changes, 1972-91, by Peter J. Ewins, D.V. (Chip) Weseloh, Ross J. Norstrom, Karin Legierse, Heidi J. Auman, and James P. Ludwig.  
Cat. No. CW69-1/85E. Publ. 1994.

No. 86

The patient predator: foraging and population ecology of the Great Blue Heron *Ardea herodias* in British Columbia, by Robert W. Butler.  
Cat. No. CW69-1/86E. Publ. 1995.

No. 87

Use of various habitat types by nesting ducks on islands in the St. Lawrence River between Montréal and Trois-Rivières, by Luc Bélanger and Denis Lehoux. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/87E. Publ. 1995.

No. 88

A review of the environmental impacts of lead shotshell ammunition and lead fishing weights in Canada, by A.M. Scheuhammer and S.L. Norris. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/88E. Publ. 1995.

No. 89

The colonial waterbirds of Great Slave Lake, Northwest Territories: an annotated atlas, by J. Sirois, M.A. Fournier, and M.F. Kay.  
Cat. No. CW69-1/89E. Publ. 1995.

No. 90

Duck use of the coastal habitats of northeastern James Bay, by Austin Reed, Réjean Benoit, Richard Lalumière, and Michel Julien. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/90E. Publ. 1996.

No. 91

Studies of high-latitude seabirds. 4. Trophic relationships and energetics of endotherms in cold ocean systems, by W.A. Montevecchi, ed.  
Cat. No. CW69-1/91E. Publ. 1996.

No. 92

Goose use of the coastal habitats of northeastern James Bay, by Austin Reed, Réjean Benoit, Michel Lalumière. Disponible également en français.  
Cat. No. CW69-1/92E. Publ. 1996.

No. 93

The ecology, status, and conservation of marine and shoreline birds of the Queen Charlotte Islands, by K. Vermeer and K.H. Morgan, eds.  
Cat. No. CW69-1/93E. Publ. 1997.

No. 94

King and Common eiders of the western Canadian Arctic, by D. Lynne Dickson, ed.  
Cat. No. CW69-1/94E. Publ. 1997.

No. 95

Monitoring bird populations: the Canadian experience, by Erica H. Dunn, Michael D. Cadman, and J. Bruce Falls, eds.  
Cat. No. CW69-1/95E. Publ. 1997.

No. 96

Winter distributions of Thick-billed Murres from the eastern Canadian Arctic and western Greenland in relation to age and time of year, by G.M. Donaldson, A.J. Gaston, J.W. Chardine, K. Kamp, D.N. Nettleship, and R.D. Elliot.  
Cat. No. CW69-1/96E. Publ. 1997.

No. 97

Shorebird migration and staging at a large prairie lake and wetland complex: the Quill Lakes, Saskatchewan, by Stuart A. Alexander and Cheri L. Gratto-Trevor.  
Cat. No. CW69-1/97E. Publ. 1997.

No. 98

Distribution, survival, and numbers of Lesser Snow Geese of the Western Canadian Arctic and Wrangel Island, Russia, by Richard H. Kerbes, Katherine M. Meeres, and James E. Hines, eds.  
Cat. No. CW69-1/98E. Publ. 1999.

No. 99

Breeding ecology of the Horned Grebe *Podiceps auritus* in subarctic wetlands, by Michael A. Fournier and James E. Hines.  
Cat. No. CW69-1/99E. Publ. 1999.

No. 100

Behaviour and ecology of sea ducks, by R. Ian Goudie, Margaret R. Petersen, and Gregory J. Robertson (eds.).  
Cat. No. CW69-1/100E. Publ. 1999.

No. 101

Assessment of bird populations in the Rasmussen Lowlands, Nunavut, by Victoria H. Johnston, Cheri L. Gratto-Trevor, and Stephen T. Pepper.  
Cat. No. CW69-1/101E. Publ. 2000.

**Hugh Boyd  
(Éditeur)**

# **Modélisation et gestion de la population d'Oies des neiges**

**Publication hors série  
Numéro 102  
Service canadien de la faune**



**Canada**



**Environnement  
Canada**

**Environment  
Canada**

**Service canadien  
de la faune**

**Canadian Wildlife  
Service**

## **Service canadien de la faune**

### ***Publications hors série***

Les *Publications hors série* font état des résultats de recherches originales effectuées par les membres du personnel du Service canadien de la faune ou appuyées par le Service. Ces publications ont fait l'objet d'un examen par des pairs.

### **Conseil d'édition**

C.D. Ankney  
University of Western Ontario

David Cairns  
Pêches et Océans Canada

Fred Cooke  
Simon Fraser University

A.W. Diamond  
Université du Nouveau-Brunswick

Charles J. Henny  
U.S. Geological Survey

Raymond McNeill  
Université de Montréal

Ross J. Norstrom  
Service canadien de la faune

David Peakall  
King's College London  
University of London

Austin Reed  
Service canadien de la faune

Harold Welch  
Northwater Consultants

### **Rédacteurs gérants**

Hugh Boyd  
Service canadien de la faune

Erica H. Dunn  
Service canadien de la faune

Patricia Logan  
Service canadien de la faune

### **Le Service canadien de la faune**

Le Service canadien de la faune d'Environnement Canada est chargé des questions de compétence fédérale touchant les espèces sauvages, notamment de protéger et de gérer les oiseaux migrateurs et les habitats canadiens d'importance nationale. Il est aussi responsable des espèces en péril, de la réglementation du commerce international des espèces en péril et de la recherche sur les préoccupations d'importance nationale concernant les espèces sauvages. Il collabore avec les provinces, les territoires, Parcs Canada et d'autres organismes fédéraux pour la recherche et aussi pour la gestion des espèces sauvages.

Pour obtenir de plus amples renseignements sur le Service canadien de la faune ou ses publications, communiquer avec les :

Publications  
Service canadien de la faune  
Environnement Canada  
Ottawa (Ontario) K1A 0H3  
(819) 997-1095  
(819) 997-2756 (télécopieur)  
cws-scf@ec.gc.ca  
<http://www.cws-scf.ec.gc.ca>



**Hugh Boyd  
(Éditeur)**

**Modélisation et gestion de la  
population d'Oies des neiges**

**Publication hors série  
Numéro 102  
Service canadien de la faune**

Also available in English under the title  
*Population modelling and management of Snow Geese*,  
Canadian Wildlife Service, Occasional Paper No. 102.

Photo de la couverture : Petites Oies des neiges  
(G. Beyersbergen)

Publié en vertu de l'autorisation du  
ministre de l'Environnement  
Service canadien de la faune

© Ministère des Travaux publics et Services  
gouvernementaux du Canada, 2000  
N° de catalogue CW69-1/102F  
ISBN 0-662-84181-6  
ISSN 0701-7944

**Données de catalogage avant publication (Canada)**

Vedette principale au titre :

Modélisation et gestion de la population d'oies des neiges

(Publication hors série, ISSN 0701-7944; no. 102)

Publ. aussi en anglais sous le titre : Population modelling and  
management of Snow Geese.

Comprend des références bibliographiques.

ISBN 0-662-84181-6

No. de cat. no. CW69-1/102F

I. Oie des neiges — Arctique.

2. Écosystème — Gestion — Arctique.

I. Boyd, H.

II. Service canadien de la faune.

III. Coll. : Publication hors série (Service canadien de la  
faune); no. 102.

## Table des matières

Avant-propos	4
L'incidence relative d'une chasse printanière sur le dynamique de la population d'Oies des neiges <i>Charles M. Francis</i>	6
L'incidence de la chasse sur la croissance de la population d'Oies des neiges du centre du continent <i>Fred Cooke, Charles M. Francis, Evan G. Cooch et Ray Alisauskas</i>	19
L'Oie des neiges : peut-on rembourser le prêt hypothécaire? <i>R.F. Rockwell et C.D. Ankney</i>	37

## Avant-propos

Cette Publication hors série est particulière en ce qu'elle comporte trois documents indépendants mais complémentaires. On avait au départ mandaté Charles Francis (Ph.D.) pour analyser l'incidence relative d'une chasse printanière par rapport à l'incidence de la chasse conventionnelle d'automne et d'hiver pour améliorer la conception de la gestion de l'oie. Cooke y commentait le modèle et le choix des paramètres utilisés par Rockwell et coll. (1997) dans une étude publiée dans *Arctic ecosystems in peril* (Batt, 1997), qui a servi pour soutenir l'argument qu'une augmentation substantielle de la chasse aux Petites Oies des neiges *Anser caerulescens caerulescens* du centre du continent (ci-après nommées Oies des neiges) était d'abord nécessaire pour ralentir puis renverser la croissance rapide et constante du nombre de ces oies. La raison primordiale d'une telle réduction était d'arrêter les importants dommages infligés par ces oies à la végétation des marécages côtiers le long de la côte ouest de la baie d'Hudson.

Le texte de Cooke et coll. est une version considérablement mise à jour et augmentée d'une étude antérieure présentée par le professeur Cooke à une conférence internationale tenue à Zwolle (Pays-Bas) en novembre 1997 sur la gestion de l'oie. Cooke y commentait le modèle et le choix des paramètres utilisés par Rockwell et coll. (1997) dans une étude publiée dans *Arctic ecosystems in peril* (Batt, 1997), qui a servi pour soutenir l'argument qu'une augmentation substantielle de la chasse aux Petites Oies des neiges *Anser caerulescens caerulescens* du centre du continent (ci-après nommées Oies des neiges) était d'abord nécessaire pour ralentir puis renverser la croissance rapide et constante du nombre de ces oies. La raison primordiale d'une telle réduction était d'arrêter les importants dommages infligés par ces oies à la végétation des marécages côtiers le long de la côte ouest de la baie d'Hudson.

Cooke avançait que, quoique Rockwell et coll. (1997) se soient servi d'un modèle valable dans l'ensemble, les valeurs de certains des paramètres clés étaient obsolètes ou erronées. Cooke a démontré qu'en utilisant des valeurs à jour, le nombre estimé d'oies adultes qu'il serait nécessaire de retirer de la population pour stopper leur croissance pourrait être beaucoup plus important que ce que Rockwell et coll. (1997) avaient imaginé.

Ayant assisté à la conférence de Cooke, j'ai cru que la publication de son étude, après qu'elle ait été revue par des pairs, serait valable pour les administrateurs et les biologistes des régions affectées du Canada et des États-Unis qui pourraient tenir compte de ses conséquences pratiques sur la grande diversité des projections proposées. J'ai en outre encouragé Rockwell, Cooke et leurs associés à poursuivre le débat, croyant qu'il pourrait aider à clarifier ces questions.

Pendant ce temps, les recommandations de Batt (1997) ont été adoptées, elles ont résisté à un appel en Cour canadienne et elles ont été rendues exécutoires au printemps 1999 après de vastes consultations entre les organismes de réglementation canadien et américain. (L'examen par les pairs et le processus administratif sont rarement synchronisés.) En plus d'avoir demandé au professeur Ankney de participer à titre d'arbitre, j'ai proposé à Rockwell de contrecarrer les affirmations de Cooke. Si la collaboration entre un arbitre et un auteur pour rédiger la réponse aux critiques de l'étude qui a amené cette controverse n'est pas traditionnelle, je crois qu'elle peut être utile aux organismes de réglementation et aux gestionnaires, tout comme aux chercheurs, pour exposer les autres opinions. Ce débat s'articule autour des mérites des différentes valeurs des paramètres clés dans un modèle de population selon les conclusions des biologistes. Comme chacun a des partis pris différents selon l'expérience et les croyances, les choix ne peuvent être totalement objectifs. C'est pourquoi une vaste gamme de chercheurs et « autres parties intéressées » doivent être consultés avant de prendre des décisions importantes.

Ce cas-ci est important parce qu'un changement majeur dans les règlements — l'autorisation accordée aux chasseurs non autochtones d'abattre des oies au printemps — a été réintroduit après plus de 80 ans à partir des résultats d'un modèle de population qui comprenait des données non fiables. Une fois les règlements changés, comme c'est déjà le cas aux États-Unis où il y a eu résurgence depuis cinq ans de l'intérêt porté à la sauvagine, sans référence aux Oies des neiges spécifiquement, Rockwell et Ankney affirment maintenant que le nombre ciblé révisé d'oies qui doivent être abattues pour arrêter la croissance de leur population est bien à portée. Toutefois, Cooke et coll., sans commenter la faisabilité de l'atteinte de l'objectif, avancent que, en raison d'incertitudes quant aux meilleures estimations existantes des paramètres des populations d'Oies des neiges, la prise nécessaire pourrait quant même s'élever à deux fois les chiffres révisés maintenant acceptés par Rockwell et Ankney. Il faudra plusieurs années avant que les conséquences des changements généraux et spécifiques des règlements puissent être évaluées avec assurance.

<sup>1</sup> À noter par contre que les essais pour augmenter la chasse aux Grandes Oies des neiges *Anser caerulescens atlanticus* au Québec visent à réduire les dommages causés aux récoltes agricoles printanières et non à contrer les dommages causés aux écosystèmes de l'Arctique.



Ce cas est très particulier parce que la décision de réduire la population d'une espèce animale n'a pas été prise pour freiner des effets nuisibles sur les intérêts économiques humains<sup>1</sup>, mais bien pour protéger un écosystème de l'Arctique pour lequel aucun intérêt public n'avait été manifesté jusqu'ici. La plupart du temps, la préoccupation des groupes ou des agences de conservation, à l'intérieur et à l'extérieur du gouvernement, est d'assurer la protection d'espèces ou de populations d'animaux ou de plantes menacées, particulièrement celles avec lesquelles plusieurs ont eu l'occasion de se familiariser. Dans ce contexte, la technique « analyse de la viabilité de la population » est devenue en vogue dans plusieurs pays. Cette approche, comme celle dont il est question ici, demande à des organismes de réglementation de prendre des décisions fondées sur des modèles de population. Ce qui ressort des études présentées ici sont les risques considérables dans la prise d'une décision de gestion basée sur un seul choix parmi plusieurs solutions numériques dérivées de modèles comme celui-ci. Le processus décisionnel devrait toujours comprendre l'examen par des pairs des recommandations provenant des résultats des modèles avant que toute décision majeure ne soit prise. Si le présent recueil d'études incite à la prudence, il aura été utile.

Outre les considérations scientifiques, nombre d'autres considérations font partie de l'élaboration de politiques et de la prise de décisions environnementales. Les chercheurs peuvent faire leur part en offrant les meilleurs renseignements et conseils possible. Ce sera rarement aussi complet et fiable que ce qu'ils voudraient, mais la meilleure supposition vaut mieux que la réserve sous prétexte que la perfection n'a pas été atteinte.

#### Ouvrages cités

- Batt, B. D. J. (éd.). 1997. Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Publication spéciale du Projet conjoint sur les oies de l'Arctique, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, et le Service canadien de la faune, Ottawa.
- Rockwell, R. F., E. G. Cooch et S. Brault. 1997. Dynamics of the mid-continent population of Lesser Snow Geese: projected impacts of reductions in survival and fertility on population growth rates. Pages 73-100 in B. D. J. Batt (éd.), Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Publication spéciale du Projet conjoint sur les oies de l'Arctique, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, et le Service canadien de la faune, Ottawa.

Hugh Boyd  
Ottawa (Ontario)  
Novembre 1999

# L'incidence relative d'une chasse printanière sur la dynamique de la population d'Oies des neiges

Charles M. Francis

Études d'oiseaux Canada, C.P. 160, Port Rowan (Ontario) Canada N0E 1M0

## Résumé

L'intérêt pour les effets de la chasse printanière sur la dynamique de la population d'oies s'est récemment accru dans deux contextes assez différents : la mesure de l'incidence des prises printanières par les chasseurs autochtones et la prévision concernant la possibilité d'utiliser la chasse printanière pour contrôler les populations. J'ai mis au point un modèle démographique fondé sur une matrice afin de quantifier l'incidence relative des prises printanières par rapport aux prises automnales sur la dynamique de la population des Petites Oies des neiges *Anser caerulescens caerulescens* nichant autour des basses terres de la baie d'Hudson. La relative vulnérabilité des jeunes et des adultes à chaque saison ainsi que la proportion des adultes qui perdent leur partenaire au printemps et qui subséquemment ne parviennent pas à se reproduire ou y parviennent dans une moindre mesure constituent les principaux paramètres affectant les conclusions du modèle. Avec une gamme d'hypothèses concernant ces paramètres, l'incidence estimée d'une chasse printanière se situait entre 1,1 et 1,5 fois l'incidence du fait d'abattre le même nombre d'oiseaux au début de l'automne. L'incidence relative serait plus grande si les prises printanières étaient axées sur les adultes reproducteurs et moindre si elles étaient dirigées sur les jeunes oies. S'il devient nécessaire d'établir des quotas pour les chasseurs autochtones, on pourra utiliser ces résultats afin de répartir les prises entre le printemps et l'automne. On peut également utiliser ces résultats de concert avec les estimations du taux probable de succès des chasseurs, pour prévoir la valeur des prises printanières en tant qu'instruments de contrôle des populations d'oies. Si on prévoit une telle chasse, d'autres recherches seront nécessaires afin de déterminer la vulnérabilité relative des jeunes et des adultes au printemps, de même que les effets de la perte d'un partenaire au printemps sur la réussite de la reproduction.

## 1. Introduction

Actuellement, la saison de chasse à la sauvagine par les chasseurs non autochtones en Amérique du Nord se limite à l'automne et au début de l'hiver en vertu de la Convention de 1916 concernant les oiseaux migrateurs. Ces périodes ont été choisies parce que le nombre d'oiseaux matures – en tenant pour acquis que la saison de reproduction est réussie – se trouve alors à un maximum, avec de nombreux jeunes

disponibles pour la chasse. Nombre d'oiseaux pris en automne seraient autrement morts de causes naturelles avant la prochaine saison de reproduction. En outre, certaines espèces de sauvagine semblent afficher une mortalité compensatoire telle que le taux de mortalité ayant d'autres causes que la chasse sont réduits en conséquence de la mortalité attribuable à la chasse (Nichols, 1991b). En bout de ligne, la probabilité de perturber la reproduction future en brisant le lien entre les couples ou en dérangeant les oiseaux reproducteurs sera minime à ce moment.

Récemment, l'intérêt envers la chasse printanière de certaines populations d'oies nichant dans l'Arctique a augmenté dans deux contextes assez différents. Le premier concerne les prises de subsistance au printemps par les peuples autochtones au Canada. Dans ce cas, il existe une certaine préoccupation à l'effet que cette chasse printanière puisse avoir des répercussions nuisibles sur les populations d'oies comme la Bernache du Canada *Branta canadensis*, qui niche au nord du Québec et semble avoir décliné récemment (Comité du Service canadien de la faune sur la sauvagine, 1998).

Le second concerne une chasse printanière dans le cadre d'un effort visant à réduire la taille de certaines populations d'oies, particulièrement la population de Petites Oies des neiges *Anser caerulescens caerulescens* (ci-après appelées Oies des neiges) du centre du continent. Cette population s'est multipliée au cours des dernières décennies et cause maintenant de graves dommages aux régions de l'écosystème des marais salants de l'Arctique (Abraham et Jefferies, 1997). De récents calculs indiquent qu'une forte augmentation des prises serait nécessaire afin de réduire la population à des niveaux acceptables dans un délai raisonnable (Cooke et coll., le présent ouvrage). Comme il est peu probable qu'une telle augmentation puisse se produire dans le cadre des structures réglementaires actuelles, de nombreuses mesures ont été suggérées pour accroître les prises. Il s'agit entre autres de permettre une chasse printanière. Si la chasse printanière a une incidence proportionnellement plus grande sur la croissance de la population, il sera alors nécessaire de prendre moins d'oiseaux au printemps qu'en automne pour parvenir à la même réduction de la croissance de la population.

Il importe d'évaluer de manière quantitative l'incidence de la chasse printanière sur la dynamique de la population d'oies afin de prendre des décisions éclairées concernant le recours à la chasse printanière en tant

qu'instrument de gestion. À titre d'exemple, une chasse printanière à l'Oie des neiges visant à réduire la taille de la population peut se justifier plus facilement si, parallèlement à d'autres mesures de contrôle prévues, elle présente une forte probabilité de réduire le nombre d'oies au point où les habitats ne sont plus endommagés. En ce qui concerne la chasse autochtone, s'il devient nécessaire de fixer des quotas, les différences relatives à l'incidence des prises au cours des différentes saisons pourraient servir à répartir les prises entre les saisons.

La plupart des analyses concernant l'incidence de la chasse sur les populations de sauvagine ont été fondées sur la chasse non autochtone relativement bien surveillée en automne et en hiver. Ainsi, une façon d'évaluer l'incidence de la chasse printanière consiste à comparer ses répercussions à celles de la chasse automnale. Pour ce faire, on peut avoir recours aux modèles de population afin d'évaluer l'incidence du fait d'abattre un oiseau au printemps par rapport au fait d'abattre un oiseau en automne. S'il n'existait aucune différence entre une chasse printanière et une chasse automnale, on pourrait alors utiliser les modèles sur l'ensemble des oiseaux pris sans tenir compte du moment où ils ont été pris. Si le fait d'abattre un oiseau au printemps avait deux fois plus d'incidence que celui de l'abattre à l'automne, on pourrait alors prendre deux fois plus d'oiseaux en automne qu'au printemps pour obtenir une incidence donnée sur le taux de croissance de la population.

De nombreux facteurs pourraient influencer sur l'incidence relative de la chasse printanière et automnale. Tel que mentionné précédemment, certaines espèces de sauvagine semblent afficher une mortalité compensatoire, c'est-à-dire que la mortalité naturelle est inférieure pendant les années de plus haute mortalité attribuable à la chasse (Nichols, 1991b). Si cette situation se produit en raison de mécanismes dépendant de la densité dans les aires d'hivernage ou si la plus grande partie de la mortalité naturelle se produit en hiver, une chasse printanière entraînerait alors une réduction compensatoire moindre dans la mortalité naturelle qu'une chasse automnale. Pour quantifier cette incidence, il faudrait une connaissance plus approfondie des mécanismes et du moment de la mortalité naturelle. À l'heure actuelle, ces éléments ne sont pas compris en ce qui concerne toutes les espèces de sauvagine (Nichols, 1991b). Pour ce qui est de la plupart des populations d'oies qui ont été étudiées, toutefois, la mortalité attribuable à la chasse semble, dans une large mesure, s'ajouter aux autres types de mortalité et il n'existe pas de preuves concernant la mortalité compensatoire (Francis et coll., 1992a; Rexstad, 1992). Ainsi, dans cet article, je ne me baserai que sur la mortalité additive.

La taille de la population, qui est moindre au printemps à cause de la mortalité à la fois naturelle et attribuable à la chasse au cours de l'hiver représente un second facteur qui diffère entre le printemps et l'automne. Ainsi, une oie représente, au printemps, une plus grande proportion de la population qu'elle ne le fait en automne et tuer un nombre fixe d'oies au printemps représente un taux d'abattage plus élevé que de tuer le même nombre d'oies en automne. En ce qui concerne la mortalité attribuable à la chasse, le dernier oiseau abattu au cours d'une saison donnée représente une plus forte proportion de la population restante que le premier, mais il ne s'agit pas là d'un effet saisonnier (il en serait de même si toutes les prises s'effectuaient le même jour). Afin

d'évaluer les effets saisonniers en soi, il conviendrait seulement de tenir compte des déclin saisonniers des nombres associés à la mortalité naturelle.

La vulnérabilité relative des catégories d'âge représente un troisième facteur qui pourrait varier d'une saison à l'autre. En automne, tout au moins en ce qui concerne la chasse non autochtone, les jeunes oies sont tuées de façon disproportionnée. C'est sans doute parce qu'elles sont moins aux aguets et moins habiles à éviter les chasseurs, bien que le choix des jeunes oiseaux par les chasseurs (qui peuvent les préférer comme aliment) pourrait jouer un rôle. Le printemps venu, les jeunes oiseaux qui survivent peuvent être devenus plus attentifs, amenuisant ainsi leur vulnérabilité par rapport aux adultes. Par contre, si les jeunes oiseaux sont devenus davantage indépendants de leurs parents, ils peuvent à nouveau devenir plus vulnérables, mais probablement moins qu'à l'automne. En ce qui a trait aux espèces dont la durée de vie est longue, comme l'oie, qui ne s'accouple pas avant d'avoir deux ou trois ans, le fait d'abattre un jeune oiseau a beaucoup moins d'incidence sur la croissance de la population que le fait d'abattre un adulte nicheur, quel que soit le moment de l'année.

Enfin, la chasse entraîne des conséquences indirectes telles que des perturbations dans les groupes sociaux et dans le nourrissage, qui pourraient avoir une incidence plus grande au printemps qu'en automne. Les oies s'accouplent pour la vie, la plupart des accouplements se produisant apparemment en hiver et au début de la migration printanière (Cooke et coll., 1975). Les femelles qui perdent leur partenaire au printemps risquent de ne pas se reproduire ou d'avoir moins de succès dans leur nidification cette année-là, si elles ne trouvent pas un nouveau partenaire ou nichent avec un partenaire inexpérimenté. Les perturbations associées à la chasse pourraient affecter l'aptitude des oiseaux à se nourrir et à emmagasiner des réserves de nutriments. Des réserves insuffisantes de nutriments pourraient accroître la vulnérabilité à d'autres types de mortalité en tout temps de l'année. Au printemps, les réserves réduites de nutriments pourraient nuire à l'efficacité de la reproduction, particulièrement parce que l'oie peut dépendre des nutriments emmagasinés pour la reproduction (Ankney et MacInnes, 1978).

La façon la plus probante d'évaluer les différents régimes de prise consisterait à modifier de manière expérimentale les modèles de prise et à mesurer la réaction de la population. Une telle approche intégrerait simultanément tous les facteurs et entraînerait une vérification rigoureuse des hypothèses concernant la dynamique de la population (Nichols, 1991a). Toutefois, cette approche comporte de nombreux inconvénients. Premièrement, elle pourrait perturber considérablement les prises actuelles et pourrait être socialement inacceptable. Deuxièmement, comme la production de jeunes par la sauvagine nichant en Arctique varie beaucoup d'une année à l'autre à cause du climat et d'autres variables, toute expérience devrait se dérouler pendant plusieurs années pour évaluer différentes conditions. Enfin, il est difficile de mesurer la taille des populations ou le taux de survie avec une grande précision de sorte qu'il faudrait encore plusieurs années pour détecter les effets d'une expérience. Sur une période de plusieurs années, plusieurs facteurs incontrôlés peuvent se modifier, rendant ainsi plus obscurs les résultats de l'expérience. Qui plus est,



si les effets sont nuisibles, il pourrait survenir beaucoup de dommages avant qu'ils ne soient détectés.

Pour ces raisons, il est à la fois nécessaire et approprié d'avoir recours à des modèles afin d'évaluer les effets de différents régimes de prise sur la croissance de la population. Même si une expérience était envisagée, il serait sage d'utiliser des modèles pour prédire l'incidence possible à titre d'aide au concept expérimental. Dans cet article, j'élabore une méthode générale visant à évaluer l'incidence relative des prises sur les populations, à différentes époques de l'année, en utilisant des techniques de modélisation de la population avec une matrice séquentielle (Caswell, 1989). J'utilise alors cette approche pour modéliser les prises selon des données tirées de la population d'Oies des neiges nichant autour des basses terres de la baie d'Hudson. Cette espèce a été choisie pour trois raisons. Premièrement, parce que c'est l'espèce au sujet de laquelle il existe une préoccupation particulière concernant la surpopulation. Deuxièmement, elle forme une partie importante des prises de sauvagine pour plusieurs peuples autochtones du nord du Québec et de l'Ontario, plus particulièrement les Cris qui vivent le long des rives de la baie James (Boyd, 1977; Prevett et coll., 1983; Wesley, 1993). Enfin, nous disposons de données relativement bonnes sur les paramètres démographiques tels que le taux de reproduction et le taux de survie, provenant en particulier des études novatrices de Graham Cooch (1958, 1961) sur les colonies de l'île de Baffin et de l'île de Southampton et des études à long terme de Fred Cooke et de ses collaborateurs à la baie La Pérouse (BLP) au Manitoba (Cooch et coll., 1989, 1991; Francis et coll., 1992a,b; Rockwell et coll., 1993; Cooke et coll., 1995).

Avant d'élaborer un modèle, il importe de définir la chasse printanière et la chasse automnale. En ce qui concerne la chasse autochtone dans les aires d'escala nordiques, ces différences sont nettes parce que l'automne se passe du mois d'août à la mi-octobre, et le printemps, d'avril à juin. En ce qui concerne la chasse non autochtone, l'« automne » se prolonge en fait pendant l'hiver, les dates d'échelonnement de septembre jusqu'au 10 mars, bien que les dates précises de la saison varient selon les endroits. Aux fins de la modélisation, j'ai mis en opposition une chasse qui a lieu le 1<sup>er</sup> septembre avec une chasse qui a lieu le 1<sup>er</sup> mai. Ceci se rapproche des différences entre les chasses d'automne et de printemps par les peuples autochtones et évalue les différences saisonnières maximales. Il y aurait considérablement moins de différence entre une chasse printanière en avril et une chasse au début de mars à la fin de la présente saison non autochtone. J'examinerai davantage cet aspect plus loin.

Dans cet article, je mets en lumière les paramètres qui ont un effet puissant sur le modèle et j'indique les domaines pour lesquels il faut plus de données pour raffiner les modèles. Dans la mesure où les paramètres démographiques sont semblables, les résultats devraient toucher directement la Bernache du Canada, l'autre espèce qui est particulièrement importante pour les prises des peuples autochtones autour de la baie James et de la baie d'Hudson. Les modèles pourraient facilement être adaptés afin de tenir compte des différences démographiques chez les autres espèces d'oies, mais le fait d'élaborer des modèles semblables pour les canards nécessiterait d'aborder la question de la mortalité compensatoire.

## 2. Méthodes

La dynamique des populations a été modélisée en utilisant les méthodes de calcul matriciel catégorisées par étapes (Caswell, 1989), avec un intervalle de projection d'une année, qui reflète le cycle de reproduction annuel des oies. Les oiseaux ont été regroupés en cinq catégories fondées sur leur âge au 1<sup>er</sup> septembre, le dernier stade représentant les oiseaux de quatre ans et plus. La date du dénombrement a été choisie afin de refléter la population disponible pour la chasse au début de la saison, mais on aurait obtenu les mêmes résultats avec une autre date de projection, pourvu que les paramètres aient été ajustés en conséquence. Le taux de survie varie entre les oisons, les oiseaux d'un an et les oiseaux plus âgés, mais ne diffère pas de façon mesurable avec l'âge au-delà de la seconde année (Francis et coll., 1992b). Les Oies des neiges ne s'accouplent pas avant d'avoir au moins deux ans, et la proportion d'oies femelles s'accouplant ainsi que le nombre moyen de jeunes qu'elles élèvent jusqu'à l'envol augmentent jusqu'à leur cinquième été (Rockwell et coll., 1993). En ce qui concerne les oies de la BLP, la productivité des oiseaux plus âgés a diminué, mais il n'est pas clair si cette situation était due à des facteurs physiologiques ou découlait de l'utilisation des aires de nidification traditionnelles qui se sont dégradées par suite d'une croissance rapide de la colonie et du surpâturage qui en est résulté (Rockwell et coll., 1993). Comme il pourrait ne pas être valable de généraliser les résultats à d'autres colonies, j'ai simplifié le modèle en présumant que la productivité demeurerait constante après le cinquième été et j'ai utilisé une valeur moyenne pour les oiseaux plus âgés.

Afin d'évaluer l'incidence des prises printanières et automnales, j'ai établi un modèle dans lequel une chasse a eu lieu soit au début de septembre, soit au début de mai. En présumant que la mortalité causée par la chasse s'ajoute largement aux autres types de mortalité chez les oies (Francis et coll., 1992a; Rexstad, 1992), j'ai représenté la survie annuelle ( $S$ ) pour la catégorie d'âge  $i$  par les équations

$$S^i = (1 - H^i_{\text{automne}}) \times (1 - M^i_{\text{hiver}}) \times (1 - M^i_{\text{été}})$$

pour la chasse automnale et

$$S^i = [(1 - M^i_{\text{hiver}}) - H^i_{\text{printemps}}] \times (1 - M^i_{\text{été}})$$

pour la chasse printanière, où  $M^i_{\text{hiver}}$  représente la mortalité naturelle du 1<sup>er</sup> septembre au 30 avril,  $M^i_{\text{été}}$  représente la mortalité naturelle du 1<sup>er</sup> mai au 31 août et  $H^i_{\text{automne}}$  et  $H^i_{\text{printemps}}$  représentent respectivement le taux de prise en automne et au printemps suivant. Les deux taux de prise sont exprimés comme une proportion de la population de départ à la fin d'août, de façon à pouvoir les comparer directement en termes du nombre d'oiseaux pris. La différence entre les deux prises est que, au moment où a lieu la chasse printanière, la population a déjà été réduite à cause de la mortalité survenue pendant l'hiver.

La prise totale à chaque moment de l'année a été répartie parmi les catégories d'âge fondées sur les estimations de la vulnérabilité relative et de l'abondance de chaque catégorie d'âge au moment de la chasse. Les données sur la récupération des bagues (surtout auprès des chasseurs non autochtones) de diverses colonies autour de la baie d'Hudson indiquent que les jeunes oiseaux sont de deux à trois fois plus vulnérables que les adultes au début de l'automne, bien que



la différence soit moindre plus tard dans la saison (Francis et coll., 1992b). Des données non scientifiques laissent entendre que la différence entre les catégories d'âge peuvent être moins grandes dans le cadre de la chasse autochtone (Cooch, 1953). Afin d'évaluer les conséquences de ce type d'écart, j'ai représenté la vulnérabilité des jeunes comme de une à trois fois celle des adultes en automne.

Il existe peu de données disponibles sur la vulnérabilité relative des jeunes oiseaux au printemps, parce que la chasse autochtone n'a pas été surveillée de près et qu'on n'a pas autorisé de chasse non autochtone. Il était donc nécessaire de simuler diverses possibilités. Les oiseaux de moins d'un an sont susceptibles d'être moins vulnérables qu'en automne car ils ont survécu à l'exposition à la chasse intensive pendant une saison. Francis et coll. (1992b) ont trouvé que les taux de prise des jeunes oiseaux et des oiseaux plus âgés qui ont été bagués à la fin de l'hiver en Louisiane étaient semblables. Toutefois, si les jeunes oiseaux n'accompagnent plus leurs parents, ils peuvent devenir plus vulnérables à la fin du printemps. Si les jeunes oiseaux diffèrent des adultes en ce qui concerne les aires d'escalade, le moment de la migration ou les voies de migration, leur vulnérabilité peut alors varier selon les zones de chasse. Pour couvrir la gamme des possibilités, j'ai représenté la vulnérabilité des jeunes comme d'une à trois fois celle des adultes en automne. Enfin, aux fins de comparaison, j'ai tenu compte des cas où seulement les jeunes, ou seulement les adultes, étaient pris dans l'une ou l'autre saison. J'ai présumé qu'il n'y avait pas d'écart quant à la vulnérabilité relative avec l'âge par rapport aux chasseurs après la première année.

Le taux de survie par âge a été tiré des analyses de Francis et coll. (1992a,b). Le taux moyen annuel de survie entre 1970 et 1988 à la BLP était d'environ 0,83, mais il a augmenté de manière significative de 0,78 à 0,88 pendant cette période (Francis et coll., 1992a). Cette modification était attribuable à une forte croissance de la population d'Oies des neiges sans un accroissement correspondant du nombre d'oies abattues, ce qui a entraîné une diminution de la proportion des oies abattues (Francis et coll., 1992a; Cooke et coll., le présent ouvrage). Le taux de survie chez les adultes en l'absence de chasse non autochtone a été évalué à environ 0,92 à partir de la coordonnée d'une régression du taux de récupération sur la survie, ce qui correspond à un taux de mortalité de 0,08. Puisque la plupart des oies de cette colonie ne migrent pas au sud à travers la baie James (Francis et Cooke, 1992a), où a lieu une chasse autochtone intensive, ce taux de mortalité de 8 % représente surtout la mortalité naturelle. On ne connaît pas l'ampleur de la variation annuelle de la mortalité ayant une autre cause que la chasse parce que d'importantes erreurs d'échantillonnage des estimations sur la survie des adultes obscurcissent tout écart sous-jacent au-delà de l'augmentation à long terme.

La survie moyenne des jeunes de la BLP à la fin de juillet, peu avant l'envol, était d'environ 0,42 pendant la période 1970-1988, avec un déclin à long terme de 0,57 à 0,35 (Francis et coll., 1992a). La variation annuelle au cours de la première année de survie était élevée par rapport à la variation de l'échantillonnage. Des estimations indépendantes de la survie pendant la première année fondées sur les recaptures et les récupérations ont révélé d'étroites similarités (Francis et Cooke, 1993), confirmant que la variation avait été bien mesurée et ne relevait pas d'une erreur d'échantillonnage. La variation de la survie au cours de la

première année dans les autres colonies, surtout les colonies nordiques, était encore plus forte, avec un taux de survie après l'envol variant de 0,07 à 0,70 (Francis et coll., 1992b). La proportion de la mortalité attribuable à la chasse non autochtone a été évaluée à partir du taux de récupération, en présumant que les récupérations représentaient environ un tiers des oies tuées par les chasseurs (Martinson et McCann, 1966; Cooke et coll., le présent ouvrage).

La distribution saisonnière de la mortalité naturelle constitue un élément important du modèle. On sait peu de choses sur le moment de la mortalité naturelle chez l'oie. Parmi les causes éventuelles de mortalité, on compte le stress pendant la migration (Owen et Black, 1991), la mortalité massive durant l'hiver et le début du printemps à cause de la maladie (p. ex., le choléra) et la famine dans les aires de reproduction ou ailleurs (Ankney, 1975). La mortalité des jeunes était plus grande au cours des années où la nidification était tardive et où le taux de croissance était lent et elle était inversement liée à la mortalité attribuable à la chasse (Francis et coll., 1992a,b). Cette situation laisse croire que la plus grande partie de la mortalité s'est produite après le baguage des oies, mais avant le début de la saison de chasse, présumément dans les aires de reproduction ou au début de la migration d'automne. En ce qui concerne la modélisation, j'ai présumé que cette mortalité présaison survenait en août et qu'elle représentait en moyenne 25 %. Comme cette mortalité se produit avant l'anniversaire du modèle (le 31 août), elle devient un élément de la productivité. La modification de ce paramètre a le même effet que la modification d'autres paramètres de productivité dans le modèle. La mortalité naturelle des adultes et des jeunes après août était présumée être distribuée uniformément tout au long de l'année, ce qui avait comme conséquence que les deux tiers de la mortalité survenait entre le 1<sup>er</sup> septembre et le 1<sup>er</sup> mai. J'ai présumé que la mortalité naturelle des jeunes après août atteignait en moyenne 25 % et que celle des adultes atteignait 8 %, en se fondant sur les moyennes à long terme à la BLP. Toutefois, j'ai également vérifié les conséquences d'une modification de ces paramètres sur une gamme de valeurs.

Le taux de récupération (un index de la mortalité attribuable à la chasse) et le taux global de mortalité chez les oiseaux d'un an étaient tous deux légèrement plus élevés que ceux des adultes, mais la différence ne pouvait être mesurée avec précision (Francis et coll., 1992b). À titre d'approximation aux valeurs observées, j'ai présumé que le taux de survie des oiseaux d'un an était inférieur d'environ 5 % à celui des adultes.

Le taux de reproduction moyen par âge des Oies des neiges était fondé sur la taille attendue de la couvée à l'envol pour chaque catégorie d'âge évaluée par Rockwell et coll. (1993, fig. 5), multipliée par 0,5 afin de tenir compte du fait que seules les femelles produisent des jeunes. Les analyses de ces chercheurs ne comprenaient pas les oies qui ne s'accouplent pas ou qui ne parviennent pas à s'accoupler très tôt. Ces paramètres varient avec l'âge parce que les oiseaux plus jeunes sont moins susceptibles de s'accoupler que les adultes. La propension relative à l'accouplement de différentes catégories d'âge peut être évaluée à partir des probabilités de capture par âge des oies lors du baguage à la fin de juillet ou au début d'août. Les oiseaux qui ne se sont pas accouplés quittent généralement la colonie lors d'une migration à l'époque de la mue avant le baguage. Ainsi, la plupart des oiseaux capturés sont susceptibles de s'être accouplés. J'ai

utilisé le programme SURGE4 (Lebreton et coll., 1992) pour évaluer les probabilités de capture moyennes par âge pour les oiseaux âgés de deux ans, de trois ans et pour les femelles plus vieilles à 0,13, 0,26 et 0,30, respectivement (données inédites). Les oiseaux d'un an n'étaient presque jamais capturés car ils ne s'accouplent pas. On peut présumer que la différence entre les probabilités de capture des oiseaux plus jeunes et plus âgés est proportionnelle à leurs probabilités d'accouplement (Clobert et coll., 1994). Ainsi, la probabilité d'accouplement des oies de deux ans par rapport aux adultes est de  $0,13/0,30 = 0,43$ , et pour les oies de trois ans, de  $0,26/0,30 = 0,87$ . Le fait de déterminer la proportion absolue de reproducteurs nécessite une estimation de la proportion d'oiseaux plus âgés qui s'accouplent. J'ai présumé que cette proportion était d'environ 0,90, mais le chiffre précis est inconnu. En modifiant ce paramètre, on change le nombre total de jeunes produits exactement de la même façon qu'en modifiant la proportion de jeunes oiseaux qui survivent après l'envol (c.-à-d. jusqu'au début de septembre). Par conséquent, cela n'a pas été vérifié.

Les Oies des neiges choisissent leurs partenaires dans les aires d'hivernage ou au début du printemps, alors que les populations de différentes colonies se mêlent (Cooke et coll., 1975). Si la formation précoce du couple est importante pour une reproduction réussie, certains oiseaux qui perdent leur partenaire pendant une chasse printanière peuvent ne pas parvenir à se reproduire. Afin de reproduire cette situation, j'ai ajusté la production totale de jeunes pour les catégories d'âge  $i$  avec  $(1 - P_{\text{échec}} \times H_{\text{printemps}}^i)$ , où  $P_{\text{échec}}$  représente la proportion d'oiseaux qui ne réussissent pas à s'accoupler en raison de la perte d'un partenaire. J'ai modifié  $P_{\text{échec}}$  de 0 à 1 afin de couvrir toutes les possibilités. Cette équation présume que les destins des membres des couples sont indépendants et surestimeront l'incidence de la perte du partenaire s'il existe une tendance à l'effet que les deux oiseaux soient abattus ensemble.

Dans le cadre du modèle, la production totale de jeunes par des spécimens dans une catégorie d'âge particulière a été calculée comme le produit de leur taux de survie jusqu'à l'été suivant, la probabilité qu'ils s'accouplent (en se souvenant qu'ils seront passés à l'autre catégorie d'âge), le nombre de jeunes produits par tentative d'accouplement et le taux de survie de ces jeunes jusqu'à la fin d'août.

En ce qui concerne la plupart des analyses, j'ai eu recours à des modèles déterministes, pour lesquels le taux de croissance asymptotique était mesuré par la valeur propre dominante ( $\lambda$ ) de la matrice de projection. C'est là une mesure de ce que serait le taux de croissance si la population se situait dans une répartition par âge stable. Comme les équations étaient non linéaires (le taux de prise de chaque catégorie d'âge dépend de la répartition par âge à ce moment à cause des différences de vulnérabilité), le taux de croissance était calculé de manière itérative par multiplication de matrice répétée. La relation entre la chasse printanière et la chasse automnale a été évaluée en déterminant le taux de croissance de la population, en présumant que toutes les prises sont faites en automne, et en trouvant alors de manière itérative le taux de prise qui donnerait lieu au même taux de croissance de la population si toute la récolte survenait au printemps. J'ai représenté le taux de prise automnale variant de 1 % à 20 %, mais le modèle s'est révélé peu sensible à ce paramètre, alors il n'a pas été examiné davantage.

La variabilité extrême en matière de taux de reproduction et de taux de survie des Oies des neiges (Cooch et coll., 1989; Francis et coll., 1992a) les empêche d'atteindre une distribution par âge stable. Pour vérifier si les modèles qui intègrent cette variation affecteraient les résultats, j'ai aussi utilisé des modèles stochastiques dans lesquels le taux de survie était choisi au hasard à partir d'une gamme de valeurs ayant une moyenne fixe. Le même ensemble de valeurs aléatoires a été utilisé afin d'évaluer premièrement l'effet de la chasse d'automne, puis l'effet de la chasse du printemps. Ceci a été répété 10 000 fois pour chaque combinaison de variables. J'ai également utilisé cette approche pour déterminer comment la productivité des jeunes influait sur l'incidence relative des prises du printemps et de l'automne.

Pour tous les modèles, l'incidence relative de la chasse printanière a été définie comme le rapport entre la chasse d'automne et la chasse du printemps qui ont produit le même taux de croissance. Comme ce taux est mesuré en relation avec le même point de départ (la population au 31 août), ce rapport représente le nombre d'oiseaux qui pourraient être pris en automne avec la même incidence relative sur la dynamique de la population que si un seul oiseau était pris au printemps. J'ai mesuré les effets en termes du nombre d'oiseaux parce qu'il s'agit de la variable la plus facilement mesurée par les programmes de surveillance et la plus pertinente pour les chasseurs. Tous les modèles ont été mis en œuvre avec un programme C++ élaboré à cette fin.

### 3. Résultats

#### 3.1 Vérification du modèle

L'estimation du taux de croissance de la population en ayant recours à des paramètres moyens, y compris le taux moyen de prise, de la BLP était d'environ 7,4 % par année ( $\lambda = 1,074$ ). Ceci représente une augmentation de la population de 4,5 fois en 20 ans, ce qui est compatible avec l'augmentation observée dans la colonie de la BLP d'environ 2 000 à 8 000 à 9 000 paires entre 1968 et 1988 (Cooch et Cooke, 1991). Cette situation fournit une certaine assurance à l'effet que le modèle de population de base est raisonnable, malgré des incertitudes en ce qui concerne plusieurs paramètres. Le taux de survie des adultes et celui des individus d'un an se sont modifiés considérablement entre 1970 et 1988, celui-là ayant augmenté et celui-ci ayant diminué (Francis et coll., 1992a). J'ai simulé les effets de ces modifications en présumant que les modifications étaient strictement linéaires, avec des pentes telles que déterminées par Francis et coll. (1992a) et j'ai découvert que les modifications dans la survie de l'adulte et des oiseaux d'un an s'étaient dans l'ensemble contrebalancées et avaient peu d'effet sur le taux de croissance de la population.

Rockwell et coll. (1997) ont élaboré un modèle semblable en utilisant également des données provenant de la BLP, et calculé une valeur pour  $\lambda$  de 1,11. Les estimations de paramètres qu'ils ont utilisées différaient à plusieurs égards de celles auxquelles j'ai eu recours; la différence la plus importante résidait dans le fait qu'ils ont utilisé des valeurs de reproduction des années 1970, alors qu'elles étaient élevées, et le taux de survie des adultes du milieu des années 1980, au moment où il était élevé. Dans mes modèles, j'ai utilisé la valeur moyenne pour chacune. Quoi qu'il en soit, les deux estimations du taux de croissance sont plus élevées

que les estimations concernant la population d'Oies des neiges du centre du continent, qui suggère une  $\lambda$  de 1,05–1,06 (Cooke et coll., le présent ouvrage). On s'attend à des différences parmi les colonies à cause de différences dans la productivité (p. ex., les colonies nordiques ont une productivité plus variable [Francis et coll., 1992b] et sans doute des valeurs moyennes moins élevées), de même qu'une mortalité attribuable à la chasse différente en raison des diverses voies de migration (Francis et Cooke, 1992b). Comme la BLP est une colonie relativement petite, sa dynamique aura moins d'influence sur la moyenne de la population du centre du continent que celle des autres colonies.

Heureusement, le taux de croissance de la population a peu d'effet sur les estimations de l'incidence relative de la chasse printanière. Par exemple, le fait de modifier les paramètres de reproduction moyens ou le taux de prise afin de changer le taux de croissance de la population de +6 % par année à -1,3 % par année a moins de 1 % d'effet sur la différence entre les prises printanières et automnales. Cette situation laisse croire que, malgré les différences de taux de croissance entre les colonies, les paramètres de population de la BLP devraient fournir une assise raisonnable pour évaluer les effets d'une chasse printanière sur les Oies des neiges en général.

### 3.2 Incidence relative d'une chasse printanière

Les différences concernant l'incidence des chasses printanière et automnale surviennent pour trois raisons principales. Premièrement, la population a été réduite par la mortalité naturelle et, par conséquent, un oiseau abattu au printemps représente une plus forte proportion de la population restante et, par le fait même, un taux de prise plus élevé. Deuxièmement, la vulnérabilité relative des jeunes peut varier entre le printemps et l'automne, ce qui affecte le rapport immatures-adultes de la prise. Comme le fait d'abattre des adultes a un effet plus considérable sur la dynamique de la population que le fait d'abattre des jeunes, les modifications du rapport immatures-adultes entre les saisons influent sur l'incidence de la chasse à chaque saison. Troisièmement, les oiseaux qui perdent leur partenaire au printemps peuvent être moins susceptibles de réussir la nidification, soit parce qu'ils ne peuvent s'accoupler soit en raison de la productivité réduite avec un nouveau partenaire.

Parce que certains de ces paramètres sont susceptibles de se modifier selon les circonstances ou sont inconnus, j'ai représenté une gamme de valeurs possibles pour chacun. Dans le cadre de la discussion, je tiens compte de ces paramètres qui seront sans doute pertinents en ce qui concerne à la fois la chasse autochtone et la chasse non autochtone du printemps.

Afin d'évaluer les effets attribuables à la mortalité naturelle pendant l'hiver, j'ai en premier lieu examiné un scénario dans lequel la chasse est limitée à une seule catégorie d'âge (adultes ou jeunes). En ce qui concerne les adultes, si la mortalité naturelle varie de 4 % à 14 %, l'incidence relative d'une chasse printanière change d'environ 1,04 à 1,12. En présumant un taux de mortalité naturelle de 8 % par année, comme il a été évalué pour la BLP, la chasse du printemps a une incidence relative de 1,067. En d'autres termes, pour une incidence donnée sur la dynamique de la population, 6,7 % plus d'oies pourraient

être abattues si toute la chasse avait lieu au début de l'automne plutôt que si elle se faisait toute au printemps. En ce qui a trait aux jeunes oies, si la mortalité naturelle (après le 1<sup>er</sup> septembre) varie de 0,10 à 0,40, l'incidence relative d'une chasse printanière varie de 1,07 à 1,40. En présumant un taux de mortalité naturelle de 25 % par année, l'incidence relative est de 1,21. Il est difficile d'évaluer le taux de mortalité naturelle des jeunes oies pendant cette période car il n'existe pas de données disponibles sur la proportion de mortalité naturelle survenant après l'ouverture de la saison de chasse. Francis et coll. (1992a,b) ont conclu que la plus grande part de la mortalité naturelle s'est produite avant le début de la chasse, de sorte que le chiffre de 25 % de mortalité par la suite peut constituer une estimation élevée. Quoi qu'il en soit, dans cet article, je présume que la mortalité naturelle est de 8 % par année chez les adultes et de 25 % par année (après la mortalité survenant immédiatement après l'envol) chez les jeunes. Si la mortalité naturelle, en particulier celle des jeunes, est plus faible, l'incidence relative d'une chasse de printemps sera moindre qu'estimée.

Avec ces valeurs, si les prises étaient distribuées de façon uniforme entre les catégories d'âge par rapport à leur abondance au cours de chaque saison (c.-à-d. si les jeunes et les adultes étaient aussi susceptibles d'être abattus), l'incidence relative d'une chasse printanière serait de 1,09. Ce résultat se rapproche de l'incidence de n'abattre que des adultes, car l'incidence globale des prises d'adultes sur la dynamique de la population est beaucoup plus grande que l'incidence des prises de jeunes.

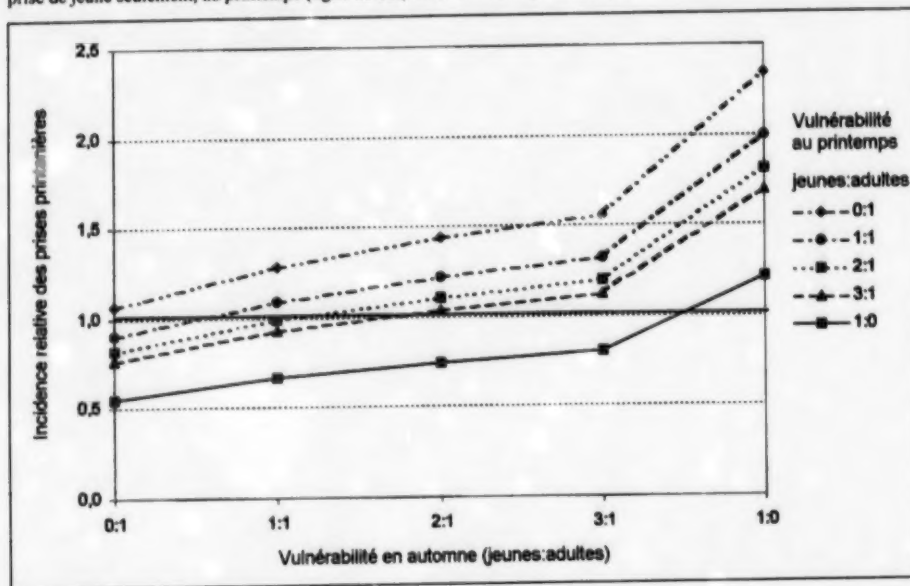
### 3.3 Effet d'une modification du rapport immatures-adultes dans la chasse

La différence entre une chasse printanière et une chasse automnale est intrinsèquement petite, mais les différences saisonnières dans la vulnérabilité relative des jeunes et des adultes peuvent avoir un effet plus important sur l'incidence de chaque chasse (fig. 1). À une extrémité, si les prises du printemps ne sont constituées que de jeunes (fig. 1, dernière ligne), elles auront toujours une incidence moindre qu'une chasse automnale (valeur inférieure à 1), à moins que la chasse d'automne ne se compose aussi principalement de jeunes. En ce qui concerne ce modèle, le fait d'abattre un jeune oiseau au printemps représente environ 0,6 fois l'incidence d'abattre un adulte en automne, mais 1,2 fois l'incidence d'abattre un jeune oiseau en automne. À l'autre extrémité, si seulement des adultes sont pris au printemps (fig. 1, première ligne), la chasse printanière a toujours une incidence plus grande. L'incidence d'abattre un adulte au printemps représente environ 2,3 fois celle d'abattre un jeune oiseau en automne, mais seulement 1,07 fois l'incidence d'abattre un adulte en automne. Si la chasse d'automne n'est composée que d'adultes, elle a davantage d'incidence qu'une chasse printanière qui comporte même un nombre restreint de jeunes. Si les jeunes sont de deux à trois fois plus vulnérables que les adultes en automne (ce qui correspond aux données concernant la chasse automnale non autochtone), mais sont aussi vulnérables que les adultes au printemps, l'incidence relative est entre 1,22 et 1,32.



Figure 1

Incidence de la chasse à l'Oie des neiges au printemps par rapport à la prise d'un nombre équivalent d'oiseaux en automne en ce qui a trait à la vulnérabilité relative des jeunes et des adultes en chaque saison. Le ratio de 0:1 représente la prise d'adultes seulement, au printemps (première ligne) ou à l'automne (bord gauche). Le ratio de 1:0 représente la prise de jeune seulement, au printemps (ligne du bas) ou en automne (bord droit).



### 3.4 Effet de la perte d'un partenaire

L'incidence estimée d'une chasse printanière s'accroît substantiellement si les oies qui perdent leur partenaire en automne et au printemps ne réussissent pas leur nidification cette année-là (fig. 2). Si les jeunes et les adultes sont également vulnérables en automne et au printemps, l'incidence relative d'une chasse printanière augmente de 1,09 à 1,26 si toutes les oies qui ont perdu leur partenaire pendant la chasse printanière ne réussissent pas à s'accoupler. Si les jeunes sont deux fois plus vulnérables en automne, mais également vulnérables au printemps, l'incidence varie entre 1,22 et 1,41 (fig. 2). Il existe peu de données disponibles sur lesquelles fonder une estimation de cette proportion. Martin et coll. (1995) ont révélé que les Oies des neiges femelles devenues veuves juste avant la nidification étaient incapables d'acquiescer un site de nidification ou d'entreprendre une nidification. Ceci indique que les oiseaux qui ne forment pas un couple même s'ils peuvent s'accoupler sont peu susceptibles de nicher. Même si on croit que les Oies des neiges s'accouplent surtout pendant l'hiver et au début du printemps (Cooke et coll., 1975), des poursuites d'une femelle par deux mâles (qui sont habituellement associées à la formation de couples ont été observées tout au long du printemps, y compris peu après l'arrivée sur les aires de reproduction (F. G. Cooch, comm. pers.). Si des nombres semblables de femelles et de mâles perdent leur partenaire pendant une chasse printanière, il est probable que plusieurs pourront s'accoupler à nouveau. Également, les femelles qui perdent leur partenaire au cours de la migration printanière peuvent éventuellement s'accoupler avec des mâles plus jeunes qui n'auront peut-être pas pu s'accoupler autrement. Comme les couples d'Oies des neiges voyagent ensemble pendant la migration du printemps et sont susceptibles d'être abattus ensemble, les modèles peuvent surestimer la proportion d'oiseaux veufs. Ainsi, même si une chasse printanière,

particulièrement si elle se produit tard en saison, est susceptible d'avoir une certaine incidence sur la réussite de la reproduction, elle peut ne pas entraîner une réduction de plus de 50 % de la réussite de la reproduction des oiseaux veufs. Dans ce cas, l'incidence relative d'une chasse printanière, en presumant que les jeunes sont de deux à trois fois plus vulnérables que les adultes en automne, mais non au printemps, devient de 1,32 à 1,42.

### 3.5 Effet d'une variation annuelle de la productivité

Les estimations qui précèdent étaient fondées sur des modèles déterministes qui présumaient que les paramètres démographiques ne changeaient pas avec le temps. J'ai également évalué l'incidence d'une chasse printanière en utilisant des modèles stochastiques affichant des valeurs moyennes semblables, mais une variation annuelle considérable des paramètres réels. Les conclusions fondamentales étaient les mêmes que celles que je viens de présenter, avec l'incidence relative d'une chasse printanière peu affectée par la variance, alors je n'ai pas présenté les détails des simulations.

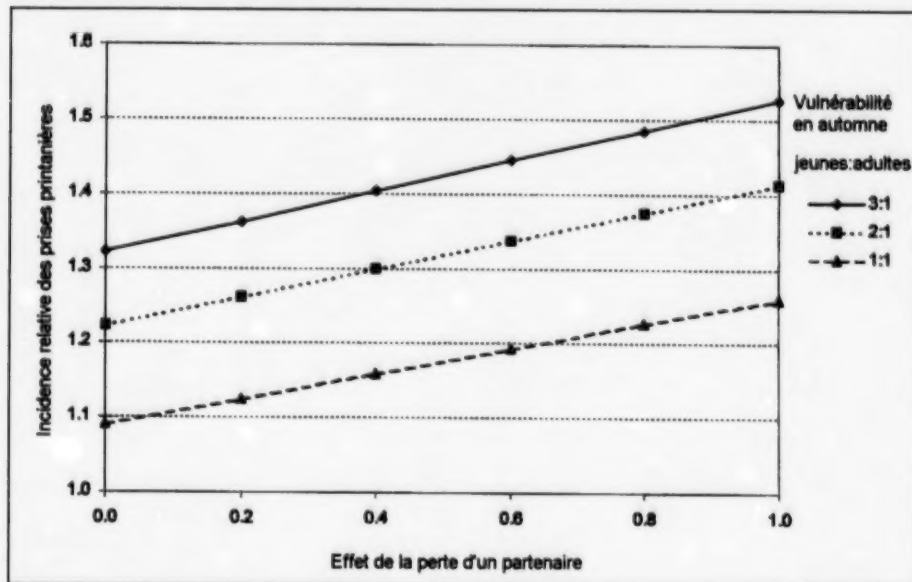
J'ai également utilisé des modèles stochastiques pour examiner l'effet de la variation annuelle de la production de jeunes sur l'incidence relative de la chasse printanière. J'ai effectué 10 000 simulations, la mortalité des jeunes au mois d'août se chiffrant à 25 %, mais variant de 0 % (représentant un fort taux de reproduction) à 100 % (représentant un échec total quant à la nidification). La structure d'âge de la population variait selon la production de jeunes. J'ai alors comparé l'incidence moyenne de la chasse printanière chaque année par rapport à la réussite de la reproduction au cours des saisons de nidification précédentes et suivantes.

L'effet de la chasse printanière était davantage semblable à celle de l'automne après des saisons de faible



Figure 2

Incidence de la chasse à l'Oie des neiges au printemps par rapport à la prise d'un nombre équivalent d'oiseaux en automne en ce qui a trait à l'effet de la perte d'un partenaire sur la réussite subséquente de la reproduction, où un effet de 0,0 indique un effet annuel (c.-à-d. Toutes les femelles qui perdent leur partenaire s'accouplent à nouveau sans diminuer la réussite de la reproduction), alors qu'un effet de 1,0 signifie qu'aucune des femelles qui ont perdu leur partenaire ne se reproduit cette année-là. La ligne du haut présume que les jeunes sont trois fois plus vulnérables; le centre, deux fois plus vulnérables et le bas, aussi vulnérables que les adultes en automne. Toutes les lignes présumant que les jeunes et les adultes sont également vulnérables au printemps.



productivité parce que la population comptait peu de jeunes, de sorte que la plupart des oiseaux abattus au cours de l'une ou l'autre saison étaient des adultes. De même, la différence entre une chasse printanière et une chasse automnale était réduite si la productivité était faible au cours de la saison suivante car la différence relative entre les adultes et les jeunes était réduite si les oiseaux ne parvenaient pas à se reproduire au cours de la saison suivante. Bien sûr, l'incidence de la chasse sur la population, quelle que soit la saison, est plus importante avant ou après une maigre saison de reproduction, parce que peu de jeunes sont produits pour remplacer les adultes abattus.

#### 4. Discussion

Ces modèles révèlent que les effets saisonniers seuls donnent lieu à une différence relativement faible de l'incidence d'abattre un oiseau au printemps (1<sup>er</sup> mai) plutôt qu'en automne (1<sup>er</sup> septembre). En ce qui concerne les adultes, en présumant une mortalité annuelle attribuable à des causes naturelles de 8 %, la différence était de 7 %, indiquant que 7 % plus d'adultes peuvent être pris en automne et avoir la même incidence sur la croissance de la population. En ce qui concerne les jeunes, la différence était plus grande, à savoir 20 %, en raison d'une mortalité naturelle plus élevée après le 1<sup>er</sup> septembre. Ces différences estimées représentent des extrêmes car elles présumant un intervalle de huit mois entre la chasse d'automne et celle du printemps. En fait, la chasse non autochtone actuelle peut s'étendre jusqu'au 10 mars et une prolongation de cette chasse jusqu'au printemps pourrait débuter le 11 mars. La différence intrinsèque entre une chasse en mars et une chasse

en avril, compte tenu de la mortalité naturelle seule, serait presque négligeable.

Les modifications de la vulnérabilité relative des adultes et des jeunes au cours de l'année étaient beaucoup plus importantes. En mettant de côté pour l'instant les effets potentiels de la perte d'un partenaire, si les adultes et les jeunes étaient également vulnérables tout au long de l'année, l'incidence moyenne d'une chasse printanière ne serait que de 9 % plus élevée que celle de la chasse automnale. Si les jeunes étaient de deux à trois fois plus vulnérables que les adultes en automne, mais d'une vulnérabilité semblable au printemps, l'incidence d'une récolte printanière serait de 20 % à 30 % plus élevée que celle d'une chasse d'automne.

Du point de vue de la chasse non autochtone, les données sur la récupération des bagues indiquent une vulnérabilité relativement élevée des jeunes en automne. Francis et coll. (1992b) ont démontré que le taux moyen de récupération des jeunes oiseaux bagués avant la saison de chasse représentait environ le double de celui des adultes. En présumant qu'il n'existe pas de différence dans le taux de signalement par catégorie d'âge, ceci indique un taux de prise au moins deux fois plus élevé que celui des adultes. S'il survient une mortalité modérée après envol avant le début de la saison de chasse, le taux de récupération des jeunes oiseaux bagués dans les aires de reproduction, juste avant l'envol, sous-estimerait leur taux de prise. Ainsi, la vulnérabilité des jeunes est probablement en moyenne deux fois plus élevée que celle des adultes.

Les récupérations directes provenant du baguage aux aires d'escale pendant la saison de chasse indiquent que le taux de prise des jeunes est environ le double de celui des adultes pendant la plus grande partie de la saison (Francis et

coll., 1992b). Les récupérations provenant d'oiseaux bagués sur les aires d'hivernage au Texas laissent croire à une vulnérabilité plus élevée des jeunes, mais les récupérations chez les oiseaux bagués en Louisiane n'indiquent aucune différence en ce qui concerne les récupérations par catégorie d'âge. L'échantillon louisianais était généralement bagué juste un peu plus tard en hiver, même si d'autres facteurs sont sans doute en cause dans les différences entre ces régions. En tout cas, les résultats de la Louisiane sont compatibles avec la suggestion à l'effet que la vulnérabilité relative des jeunes est réduite à la fin de la saison.

Les réductions de la vulnérabilité relative des jeunes sont également suggérées par les analyses des données sur le rapport immatures-adultes découlant des enquêtes sur la prise de la sauvagine. Dans le cadre de ces enquêtes, on demande aux chasseurs de remettre les queues des oies qu'ils ont abattues; ces queues servent alors à déterminer l'âge de l'oie (Geissler, 1990). J'ai examiné les rapports immatures-adultes par mois tout au long de la saison de chasse pour toutes les queues d'Oies des neiges remises entre 1962 et 1997 dans les voies migratoires du Centre et du Mississippi ( $n = 67\ 000$ ). La proportion estimée de jeunes dans le cadre de la chasse a décliné de 55 % à 50 % de septembre à novembre et chuté à 42 % en décembre, 32 % en janvier et 25 % en février. Ce déclin est substantiellement plus important que celui auquel on s'attendait en se fondant sur les réductions de la proportion des jeunes qui pourraient être chassés (compte tenu à la fois de la mortalité attribuable à la chasse et de la mortalité naturelle). Une partie du déclin pourrait être attribuable à des biais, par exemple, si la queue de quelques jeunes oies a fini de muer en février ces dernières peuvent par conséquent être confondues avec les adultes. On n'a pas étudié l'ampleur de cette mue chez les jeunes Oies des neiges, mais il est peu probable qu'elle soit suffisamment importante pour expliquer l'ensemble du changement saisonnier. La proportion de jeunes dans le cadre de la chasse en février s'approche de la proportion à laquelle on pourrait s'attendre dans la population à ce moment, bien qu'une analyse plus complexe, tenant compte de la variation de la productivité d'une colonie et d'une année à l'autre, est nécessaire pour confirmer ce fait. Si c'était le cas, cette situation laisserait croire que les vulnérabilités des jeunes et des adultes seraient semblables au printemps.

Les modifications du comportement des oiseaux au printemps pourraient représenter une variable confusionnelle de l'analyse. Au cours de l'automne et de l'hiver, les jeunes oiseaux accompagnent habituellement leurs parents. S'ils deviennent plus indépendants au printemps, leur vulnérabilité pourrait s'accroître légèrement. Par exemple, Francis et coll. (1992b) ont trouvé un taux de récupération chez les adultes non reproducteurs inférieur à celui des adultes reproducteurs et ils ont laissé supposer que cette situation pouvait être attribuable à une migration différentielle (c.-à-d. qu'ils pouvaient être pris dans des régions différentes) ou aux effets de l'accompagnement des jeunes sur la vulnérabilité des adultes reproducteurs. Si, au printemps, les jeunes oiseaux migrent à des moments différents des adultes, l'incidence relative d'une chasse printanière pourrait varier selon que cette migration coïncide avec le passage de plus de jeunes ou de plus d'adultes. Dave Ankney (comm. pers.) croit que les femelles adultes, en raison de leur besoin d'accumuler des réserves suffisantes de nutriments pour l'alimentation des

jeunes, puissent être moins à l'affût et, par conséquent, plus vulnérables.

On ne connaît pas les rapports immatures-adultes, ni donc les vulnérabilités relatives. Cooch (1953) suggérait qu'en automne, les chasseurs autochtones puissent abattre des adultes de manière sélective. Bien qu'il puisse s'agir d'une stratégie visant à garder les jeunes dans la région de façon à ce que toute la famille puisse être abattue (J. C. Davies, comm. pers.), ceci augmenterait malgré tout le taux d'abattage des adultes. Des données restreintes provenant de postes d'accueil de Moose River (Ontario), indiquent que les chasseurs autochtones pourraient abattre une plus grande proportion d'adultes que les chasseurs non autochtones (K. Abraham, comm. pers.). Si l'effet de tenter d'abattre tous les oiseaux d'une famille est tel que les chasseurs autochtones abattent les oiseaux de catégories d'âge dans à peu près la même proportion que leur abondance au sein de la population, ceci pourrait donner lieu à des vulnérabilités semblables pour les jeunes et les adultes pendant la chasse d'automne. En présumant des ratios semblables pendant la chasse printanière, la différence entre la chasse printanière et la chasse automnale pourrait être aussi faible que 9 %. S'il arrivait que les jeunes oiseaux soient abattus plus souvent au printemps, la différence serait encore moindre. Au printemps, les jeunes oiseaux sont plus difficiles à distinguer des adultes à une certaine distance et, par conséquent, le choix délibéré selon l'âge serait plus difficile. D'autres données sur les rapports immatures-adultes pendant la chasse du printemps (et de l'automne) par les peuples autochtones sont nécessaires pour raffiner ces estimations.

Les modèles sont fortement influencés par l'effet de la perte du partenaire, mais il n'y a aucune donnée disponible pour quantifier dans quelle mesure ou si la perte du partenaire diminue la réussite de la reproduction. De manière intuitive, il semble logique que la probabilité qu'une Oie des neiges veuve trouve un nouveau partenaire diminue plus tard dans la saison. Si c'est le cas, ceci sous-entend qu'une chasse à la fin de mars ou en avril aurait un effet moindre sur la réussite de la reproduction des femelles perdant leur partenaire qu'une chasse en mai dans les aires d'escalade de la baie James ou plus près des aires de reproduction.

L'effet du dérangement associé à la chasse sur l'énergétique des oies est un facteur qui n'a pas été examiné dans ces modèles. Ward et Stehn (1989) ont évalué le coût énergétique des perturbations attribuables aux avions en ce qui concerne la Bernache cravant *Branta bernicla* en termes de temps de nourrissage perdu et de dépense énergétique. Ils ont calculé que les perturbations importantes attribuables aux avions pourraient éventuellement empêcher la Bernache d'accumuler suffisamment de réserves pour la migration, mais le modèle reposait sur la présomption à l'effet que les oies ne pourraient pas augmenter leur apport en éléments nutritifs. Une augmentation de 10 % de l'ingestion d'aliments aurait largement contrebalancé l'incidence du dérangement. L'incidence de la perturbation associée à la chasse dépend du nombre de chasseurs, de leur comportement, du nombre d'endroits où les oies rencontrent les chasseurs et du nombre ainsi que de la distribution des refuges où les oies peuvent être nourries sans être dérangées. Ces facteurs ne sont pas nécessairement reliés au nombre d'oies abattues et sont donc difficiles à représenter dans un modèle. Comme les Oies des neiges utilisent des nutriments accumulés pour la production d'œufs (Ankney et MacInnes,

1978), la perturbation au printemps pourrait réduire la productivité de même qu'accroître la mortalité attribuable au manque de nourriture. Cependant, ceci peut être pertinent seulement si la perturbation est suffisamment importante pour que ces oies ne puissent compenser en augmentant la recherche de nourriture. À moins qu'il y ait un effort délibéré pour harasser les oies, il semble peu probable que cette perturbation puisse être suffisante pour avoir une incidence mesurable sur la dynamique de la population.

Les modèles utilisés dans cet article, bien qu'élaborés pour les Oies des neiges, pourraient également être utilisés pour évaluer l'incidence de la chasse printanière sur les autres espèces de sauvagine. En ce qui concerne les espèces comme la Bernache du Canada, qui bénéficie également d'un taux de survie élevé, les résultats relatifs à la chasse fortement additive et à la mortalité naturelle, le lien de couples à long terme, la maturation retardée et la survie fort variable des jeunes d'un an seront semblables à ceux concernant les Oies des neiges. On pourrait s'attendre à des résultats assez différents en ce qui a trait aux canards comme les Canards colverts *Anas platyrhynchos*, qui ont un taux de survie beaucoup plus faible, produisent un grand nombre de jeunes, s'accouplent à un an et semblent afficher une certaine mortalité compensatoire au moyen de laquelle le taux de mortalité naturelle est réduit par rapport à la mortalité accrue attribuable à la chasse (Nichols, 1991b). Il faudrait avoir des renseignements sur le moment et les mécanismes de compensation afin d'élaborer un modèle pour de telles espèces.

## 5. Répercussions sur la gestion

### 5.1 Prises par les peuples autochtones

La chasse à la sauvagine par les peuples autochtones du Canada a lieu pendant la migration d'automne et celle du printemps. La chasse printanière, particulièrement la chasse à l'oie, a toujours été importante parce que la sauvagine qui revenait au printemps représentait souvent la première nourriture fraîche après le long hiver nordique. D'autres sources de nourriture sont aujourd'hui disponibles, elles peuvent être relativement dispendieuses ou de quantité restreinte et sont considérées moins désirables et moins nutritives. Ainsi, le gibier sauvage continue d'être important pour de nombreux peuples autochtones du Canada (Coad et Richardson, 1994). La chasse printanière est également importante au point de vue social pour conserver les traditions culturelles de nombreux peuples autochtones.

Mes modèles suggèrent que l'incidence relative de la chasse printanière par les peuples autochtones soit peu susceptible de dépasser de plus de 40 % celle de la chasse automnale, et peut-être ne la dépasser que de 10 %. L'incidence ne peut être quantifiée plus précisément parce que plusieurs des principaux paramètres sont inconnus. On compte parmi ceux-ci le rapport immatures-adultes dans la chasse printanière par rapport celle d'automne et l'effet de la perte du partenaire près des aires de reproduction sur la réussite de la reproduction. À une extrémité, en présumant que les jeunes sont trois fois plus vulnérables que les adultes en automne mais également vulnérables au printemps et qu'aucune de ces oies veuves au printemps ne se reproduit, la chasse printanière pourrait avoir une incidence de 52 % supérieure à une chasse automnale. Par contre, compte tenu du fait que les chasseurs autochtones peuvent abattre les adultes

de façon sélective en automne et que de nombreuses oies qui perdent leur partenaire au printemps peuvent trouver un nouveau partenaire et s'accoupler avec un certain succès, l'incidence relative de la chasse printanière sera probablement moins de 20 % supérieure à celle d'une chasse automnale.

Certaines populations d'oies prises par les peuples autochtones déclinent ou se situent à des niveaux relativement bas, comme la Bernache du Canada dans le nord du Québec (Comité du Service canadien de la faune sur la sauvagine, 1998). S'il devenait un jour nécessaire d'établir des quotas sur les prises autochtones, les modèles contenus dans cet article pourraient être utilisés pour répartir les prises entre les saisons (pourvu que les renseignements puissent être obtenus sur les paramètres manquants, tels les rapports immatures-adultes dans le cadre de la chasse). Par exemple, si une chasse d'automne de 50 000 oies pouvait être acceptable et que l'incidence d'une chasse printanière était de 25 % plus élevée que celle d'une chasse d'automne, alors une allocation de prises de 25 000 oies en automne et de 20 000 au printemps ou une allocation nulle en automne et de 40 000 au printemps aurait une incidence équivalente sur la population d'oies. Les décisions concernant les allocations entre les saisons, en utilisant ce type d'échelle mobile, pourraient être prises par les gens de l'endroit selon leurs propres désirs.

Bien sûr, pour ces gens qui ont accès aux espèces dont la population s'est accrue, comme l'Oie des neiges, l'incidence relative des prises à différentes périodes de l'année est sans importance. En fait, du point de vue du contrôle des populations, il peut être approprié d'encourager la chasse par les peuples autochtones au printemps et d'abattre de préférence les adultes. Le total des prises d'Oies des neiges autour de la baie James et de la baie d'Hudson a été évalué par des enquêtes sur les prises au milieu des années 1970 à environ 31 000 oiseaux au Québec (Boyd, 1977) et à 45 000 en Ontario (Prevett et coll., 1983). Près de 25 % des prises en Ontario (Prevett et coll., 1983) et 13 % des prises du Québec (Reed, 1991) ont eu lieu au printemps. Une enquête plus récente effectuée en 1991 (Berkes et coll., 1992) laissait croire que les prises ontariennes avaient augmenté à 55 000 oies, mais il s'agit là d'une augmentation bien moindre que le taux de croissance de la population (Cooke et coll., le présent ouvrage). Une autre hausse substantielle serait nécessaire pour atteindre les mêmes niveaux de prises qu'au début des années 1970.

### 5.2 Prises visant à limiter les grandes populations

Une chasse « de printemps » par des chasseurs non autochtones aurait sans doute lieu surtout dans les aires d'escale situées plus au sud, où vivent la plupart des chasseurs, du 11 mars jusqu'au début de mai. On ne connaît pas l'effet de la perte d'un partenaire au cours d'une chasse effectuée au début d'avril, mais il y aurait encore un à deux mois au cours desquels les oiseaux veufs pourraient trouver un nouveau partenaire. Ainsi, la plupart des différences entre le printemps et l'automne seraient probablement attribuables aux effets saisonniers et aux modifications de la vulnérabilité relative.

L'incidence relative de la chasse en mars ou au début d'avril différerait peu de celle d'une chasse au cours de la saison régulière en février ou au début de mars. Toutefois,



une chasse printanière aura une incidence d'environ 20 % plus grande que la moyenne pour le reste de la saison, en presumant que les jeunes sont, en moyenne, environ deux fois plus vulnérables que les adultes pendant la saison régulière, mais qu'ils éprouvent la même vulnérabilité au printemps, et en tenant compte du fait que la date moyenne de la chasse au cours de la saison régulière est environ deux mois plus tard que la date utilisée dans le modèle (le 1<sup>er</sup> septembre).

Afin d'obtenir une estimation préliminaire de l'avantage éventuel d'ajouter une chasse printanière dans le cadre d'une stratégie visant à accroître le nombre total des prises, j'ai examiné la répartition mensuelle des prises en utilisant les statistiques américaines. Pour les voies migratoires du Centre et du Mississippi aux États-Unis, en moyenne durant les saisons de chasse de 1990 à 1997, environ 21 % à 22 % des prises ont eu lieu chaque mois d'octobre à janvier, avec une réduction d'environ 12 % en février. Seulement environ 1 % ont eu lieu en septembre et en mars. De toute évidence, cette répartition des prises est fortement influencée par la répartition des oies au cours de chaque mois et des limites saisonnières existantes à l'intérieur de ces périodes (p. ex., jusqu'à quelques années passées, peu d'États avaient des saisons au-delà de la mi-février). Si on ignore ces facteurs et si une modification des règlements donne lieu à des prises en mars et en avril semblables aux prises actuelles d'octobre à janvier, cette situation pourrait accroître le nombre total des prises d'environ 45 %. Compte tenu d'une incidence de 20 % plus élevée d'une chasse printanière, ceci équivaldrait à une augmentation de 54 % au cours de la saison régulière de chasse.

En se fondant sur ces estimations, le fait d'ajouter seulement une chasse printanière serait insuffisant pour limiter les populations d'oies. Cooke et coll. (le présent ouvrage) prédisent qu'un autre augmentation des prises de 2,1 à 4,7 fois, par rapport à l'estimation des prises de 1997, serait nécessaire en 1999 afin de réduire suffisamment le taux de croissance de la population pour entraîner un déclin de la population d'Oies des neiges. Particulièrement si la valeur réelle se situe au milieu ou dans la partie supérieure de cette fourchette, d'autres mesures, en plus d'ajouter une chasse printanière, seraient nécessaires pour atteindre les réductions recommandées du taux de croissance de la population.

Compte tenu de ces résultats, il semblerait approprié d'évaluer l'incidence prévue de toutes les mesures proposées visant à accroître le nombre de prises de façon à déterminer quelles mesures seraient nécessaires. Pour ce faire, il faudrait des estimations de la disponibilité des oies dans différentes régions à différents moments de l'année (c.-à-d. le nombre de jours de chasse éventuels dans chaque région de la voie migratoire des Oies des neiges), le nombre de chasseurs susceptibles de participer à chaque saison de chasse et le taux probable de réussite de ces chasseurs. Ce dernier point serait influencé par d'autres modifications des mesures comme le fait d'autoriser les appeaux électroniques ou l'appâtage. Ces données pourraient servir, de concert avec les résultats des modèles présentés dans cet article, à obtenir une meilleure estimation de l'incidence probable de toutes modifications proposées aux règlements et à déterminer si elles peuvent suffire à limiter la population.

## 6. Besoins en matière de recherche

Ces modèles mettent en lumière les principaux facteurs qu'il faut mieux comprendre pour évaluer l'incidence de la chasse printanière avec davantage de précision. Surtout si ces règlements sont modifiés pour permettre une telle chasse par les chasseurs non autochtones, il faut des programmes de recherche pour mesurer ces facteurs.

Le premier facteur est la vulnérabilité relative de chaque catégorie d'âge par rapport aux chasseurs à différentes périodes de l'année. Ceci exige certains renseignements sur les rapports immatures-adultes dans les prises de même que des renseignements sur le rapport immatures-adultes dans la population au moment des prises. On possède déjà des renseignements sur le rapport immatures-adultes dans le cadre de la chasse non autochtone, au moins jusqu'en février, fondés sur les examens des queues. D'autres enquêtes comportant l'inspection d'oiseaux entiers seraient souhaitables parce que le fait d'évaluer l'âge des oiseaux en ne se fondant que sur les queues peut devenir moins fiable plus tard pendant la saison lorsque les plumes des queues des oiseaux immatures auront été remplacées (Palmer, 1976). Il faut également d'autres enquêtes afin d'évaluer les rapports immatures-adultes dans le cadre de la chasse autochtone. Le rapport immatures-adultes dans la population pourrait être évalué au moyen d'enquêtes visuelles sur la population afin d'évaluer le rapport immatures-adultes dans les volées, parce que les jeunes oiseaux peuvent d'habitude être encore distingués des adultes par leur cou plus foncé, même au printemps. Un plan d'échantillonnage convenable serait nécessaire pour s'assurer que les échantillons sont représentatifs de la population dans différentes régions à différents moments. On peut également se servir des modèles pour évaluer les modifications dans les rapports immatures-adultes dans la population au cours de la saison, mais ils dépendent des estimations exactes de la taille de la population et de son rapport immatures-adultes au début de la saison ainsi que des totaux de prises par catégories d'âge tout au long de la saison.

Le deuxième facteur est la réussite de la reproduction des femelles devenues veuves à différents moments de la saison, surtout à différents moments du printemps. Cette mesure nécessiterait de marquer les femelles en hiver ou au printemps afin qu'elles puissent être suivies jusqu'aux aires de reproduction, probablement grâce à des radioémetteurs par satellite. La réussite de la reproduction chez les femelles devenues veuves de façon expérimentale à différents moments pourrait être comparée avec celle des témoins. Il s'agirait là d'un projet de recherche difficile et dispendieux, mais les résultats sont essentiels afin de mesurer exactement les effets de la chasse printanière sur la dynamique de la population d'oies.

## Remerciements

Une ébauche précédente de cet article a été rédigée sous contrat pour le compte du Service canadien de la faune en 1994 afin d'examiner l'effet de la chasse printanière par les peuples autochtones autour de la baie d'Hudson. Études d'oiseaux Canada a en partie financé la révision de cet article pour examiner le contexte additionnel lié à la limitation de la croissance de la population. Je veux tout particulièrement remercier Hugh Boyd de m'avoir encouragé à réviser et à



mettre à jour cet article. P. Dwyer, H. Boyd, S. Wendt, K. Dickson, K. Abraham, J. D. Nichols, A. W. Diamond, J. C. Davies, R. G. Bromley, B. Trost et M. Bausfield ont fourni les données sur les prises autochtones et/ou des suggestions utiles pour les études de représentation par modèle ainsi que pour la rédaction de cet article. P. Padding et S. Williams ont fourni les données sur les prises aux États-Unis alors qu'Hélène Lévesque a fourni celles sur les prises au Canada. C. D. Ankney a fourni un compte rendu critique de l'article.

## Ouvrages cités

- Abraham, K. F. et R. L. Jefferies. 1997. High goose populations: causes, impacts and implications. Pages 7-63 in B. D. J. Batt (éd.), *Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group*. Publication spéciale du Projet conjoint sur les oies de l'Arctique, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, et le Service canadien de la faune, Ottawa.
- Ankney, C. D. 1975. Neckbands contribute to starvation in female Lesser Snow Geese. *J. Wildl. Manage.* 39 : 825-826.
- Ankney, C. D. et C. D. MacInnes. 1978. Nutrient reserves and reproductive performance of female Lesser Snow Geese. *Auk* 95 : 459-471.
- Berkes, F., P. George, R. Preston, J. Turner, A. Hughes, B. Cummins et A. Haugh. 1992. Wildlife harvests in the Mushkegowuk region. Research Program for Technology Assessment in Subarctic Ontario Report, Second Series, No. 6, McMaster University, Hamilton (Ontario).
- Boyd, H. 1977. Waterfowl hunting by Native people in Canada: the case of James Bay and northern Québec. Pages 463-473 in T. J. Peterle (éd.), *Proceedings of the XIII International Congress of Game Biologists*, Atlanta (Géorgie). Wildlife Society of Wildlife Management Institute, Washington.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc., Sunderland (Massachusetts). 328 p.
- Clobert, J., J.-D. Lebreton, D. Allaine et J. M. Gaillard. 1994. The estimation of age-specific breeding probabilities from recaptures or resightings in vertebrate populations: II. Longitudinal models. *Biometrics* 50 : 375-387.
- Coad, S. et M. Richardson. 1994. Consumption of fish and wildlife by Native Canadians: estimates based on a review of literature. Rapport inédit, Service canadien de la faune.
- Comité du Service canadien de la faune sur la sauvagine. 1998. Statut des oiseaux migrateurs au Canada - 2 novembre 1998. A. Filion et K. M. Dickson (éd.). Rapport inédit, Service canadien de la faune.
- Cooch, E. G. et F. Cooke. 1991. Demographic changes in a Snow Goose population: biological and management implications. Pages 168-189 in C. M. Perrins, J.-D. Lebreton et G. J. M. Hirons (éd.), *Bird population studies: their relevance to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford.
- Cooch, E. G., D. B. Lank, R. F. Rockwell et F. Cooke. 1989. Long-term decline in fecundity in a snow goose population: evidence for density dependence? *J. Anim. Ecol.* 58 : 711-726.
- Cooch, E. G., D. B. Lank, R. F. Rockwell et F. Cooke. 1991. Long-term decline in body size in a Snow Goose population: evidence of environmental degradation? *J. Anim. Ecol.* 60 : 483-496.
- Cooch, F. G. 1953. Waterfowl investigations: James Bay, 1953. Rapport inédit CWSC 407, Service canadien de la faune.
- Cooch, F. G. 1958. The breeding biology and management of the blue goose *Chen caerulescens*. Thèse de doctorat, Cornell University, Ithaca (New York). 235 p.
- Cooch, F. G. 1961. Ecological aspects of the blue-snow goose complex. *Auk* 78 : 72-89.
- Cooke, F., C. D. MacInnes et J. P. Prevett. 1975. Gene flow between breeding populations of Lesser Snow Geese. *Auk* 92 : 493-510.
- Cooke, F., R. F. Rockwell et D. B. Lank. 1995. The Snow Geese of La Pérouse Bay: Natural selection in the wild. Oxford University Press, Oxford. 312 p.
- Francis, C. M. et F. Cooke. 1992a. Migration routes and recovery rates of Lesser Snow Geese from southwestern Hudson Bay. *J. Wildl. Manage.* 56 : 279-286.
- Francis, C. M. et F. Cooke. 1992b. Sexual differences in survival and recovery rates of Lesser Snow Geese. *J. Wildl. Manage.* 56 : 287-296.
- Francis, C. M. et F. Cooke. 1993. A comparison of survival rate estimates from live recaptures and dead recoveries of Lesser Snow Geese. Pages 169-183 in J.-D. Lebreton et P. M. North (éd.), *The use of marked individuals in the study of bird population dynamics: models, methods and software*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Francis, C. M., M. H. Richards, F. Cooke, et R. F. Rockwell. 1992a. Long-term changes in survival rates of Lesser Snow Geese. *Ecology* 73 : 1346-1362.
- Francis, C. M., M. H. Richards, F. Cooke, et R. F. Rockwell. 1992b. Changes in survival rates of Lesser Snow Geese with age and breeding status. *Auk* 109 : 731-747.
- Geissler, P. H. 1990. Estimation of confidence intervals for federal waterfowl harvest surveys. *J. Wildl. Manage.* 54 : 201-205.
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert et D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* 62 : 67-118.
- Martin, K., F. G. Cooch, R. F. Rockwell et F. Cooke. 1985. Reproductive performance in Lesser Snow Geese: are two parents essential? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17 : 257-263.
- Martinson, R. K. et J. A. McCann. 1966. Proportion of recovered goose and brant bands that are reported. *J. Wildl. Manage.* 30 : 856-858.
- Nichols, J. D. 1991a. Science, population ecology, and the management of the American Black Duck. *J. Wildl. Manage.* 55 : 790-799.
- Nichols, J. D. 1991b. Responses of North American duck populations to exploitation. Pages 498-525 in C. M. Perrins, J.-D. Lebreton et G. J. M. Hirons (éd.), *Bird population studies: their relevance to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford.
- Owen, M. et J. M. Black. 1991. A note on migration mortality and its significance in goose population dynamics. *Ardea* 79 : 195-196.
- Palmer, R. S. 1976. Handbook of North American birds. Vol. 2. Yale University Press, New Haven (Connecticut).
- Prevett, J. P., H. G. Lumsden et F. C. Johnson. 1983. Waterfowl kill by Cree hunters of the Hudson Bay Lowland, Ontario. *Arctic* 36 : 185-192.
- Reed, A. 1991. Subsistence harvesting of waterfowl in northern Quebec: goose hunting and the James Bay Cree. *Trans. N. Am. Wildl. Nat. Resour. Conf.* 56 : 344-349.
- Rexstad, E. A. 1992. Effect of hunting on annual survival of Canada Geese in Utah. *J. Wildl. Manage.* 56 : 297-305.
- Rockwell, R. F., E. G. Cooch, C. B. Thompson et F. Cooke. 1993. Age and reproductive success in female Lesser Snow Geese: experience, senescence, and the cost of philopatry. *J. Anim. Ecol.* 62 : 323-333.
- Rockwell, R. F., E. G. Cooch et S. Brault. 1997. Dynamics of the mid-continent population of Lesser Snow Geese: projected impacts of reductions in survival and fertility on population growth rates. Pages 73-100 in B. D. J. Batt (éd.), *Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group*. Publication spéciale du Projet conjoint sur les oies de l'Arctique, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, et le Service canadien de la faune, Ottawa.

- Ward, D. H. et R. A. Stehn. 1989.** Response of Brant and other geese to aircraft disturbance at Izembek Lagoon, Alaska. Rapport présenté au Minerals Management Service, U.S. Department of the Interior, Anchorage (Alaska).
- Wesley, N. F. 1993.** Migratory bird harvesting and management study. Rapport inédit par Wabun-Wetum Consulting, Moose Factory (Ontario).

# L'incidence de la chasse sur la croissance de la population des Petites Oies des neiges du centre du continent

Fred Cooke,<sup>a</sup> Charles M. Francis,<sup>b</sup> Evan G. Cooch<sup>a,d</sup> et Ray Alisauskas<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Faculté des sciences biologiques, Université Simon Fraser, Burnaby (Colombie-Britannique) Canada V5A 1S6

<sup>b</sup> Études d'oiseaux Canada, C.P. 160, Port Rowan (Ontario) Canada N0E 1M0

<sup>c</sup> Service canadien de la faune, Centre de recherche faunique des Prairies et du Nord, 115 Perimeter Road, Saskatoon (Saskatchewan) Canada S7N 0X4

<sup>d</sup> Adresse actuelle : Department of Natural Resources, Cornell University, Ithaca (New York) 14853, É.-U.

## Résumé

Les populations de Petites Oies des neiges *Anser caerulescens caerulescens* du centre du continent nord-américain ont augmenté à tel point qu'elles provoquent de graves dommages dans certains écosystèmes côtiers de l'Arctique. Un exercice récent de modélisation effectué par R. F. Rockwell et ses collègues (auquel on se réfère comme le Modèle original), indiquait que l'augmentation du taux de prise des adultes à environ le double des quantités moyennes de ces dernières années produirait une croissance négative de la population et serait donc (selon certaines hypothèses) suffisante pour limiter la population. Cependant, certains des paramètres de leurs modèles semblent avoir été inappropriés. Sur la base de paramètres révisés, qui sont cohérents avec les analyses des récentes données, nous suggérons qu'une augmentation de l'ordre de 3 à 7,3 fois le nombre de prises, par rapport à la même période analysée dans le Modèle original, soit requise pour réduire les populations au niveau souhaité en 1994. Malgré les augmentations récentes des prises, nous prévoyons qu'une autre augmentation de l'ordre de 2,1 à 4,7, par rapport à la prise estimée pour 1997, serait nécessaire en 1999 pour atteindre cette réduction des populations. Il faut informer les gestionnaires fauniques de ces objectifs accrus lorsqu'on envisage des mesures appropriées pour limiter les populations. Étant donné les incertitudes sous-jacentes à plusieurs estimations des paramètres, d'autres exercices de modélisation, combinés à la surveillance continue de la taille de la population et des paramètres démographiques, seront requis afin d'évaluer et de mettre au point toute initiative de gestion.

## 1. Introduction

Les populations d'oies nidifiant dans l'Arctique dans plusieurs régions du monde augmentent rapidement (Ebbinge et coll., 1984; Madsen, 1991; Ankney, 1996; Madsen et coll., 1996; Abraham et Jefferies, 1997, et les références contenues dans ces ouvrages). Ces augmentations ont surtout été attribuées à la plus grande disponibilité de récoltes agricoles comme aliments en hiver (Cooch et Cooke, 1991; Ankney, 1996; Abraham et Jefferies, 1997). Dans plusieurs régions, les oies ont délaissé leurs aires traditionnelles d'alimentation telles que les marais côtiers, pour adopter des récoltes agricoles telles que celles de blé d'hiver, de riz et de maïs (Bateman et coll., 1988), qui fournissent une valeur

alimentaire plus élevée et qui sont plus disponibles que les aliments traditionnels (Alisauskas et coll., 1988).

Cette abondance d'aliments nutritifs peut avoir accru la survie hivernale ou mené à une plus grande productivité grâce à de plus importantes réserves nutritives pour la reproduction, ce qui permet aux populations de croître. Souvent, ces augmentations de population ont été les bienvenues puisqu'elles fournissaient de plus nombreuses occasions d'observation et de chasse des oiseaux. Certains agriculteurs accueillent favorablement les oies en autant que ces oiseaux éliminent la végétation excédentaire telle que les mauvaises herbes. D'autres agriculteurs considèrent que les oies sont nocives à cause des pertes accrues des récoltes.

Bien que plusieurs inquiétudes entourant l'augmentation des populations d'oies soient liées aux interactions négatives entre les oies et l'agriculture en hiver, une grande préoccupation de la gestion des Petites Oies des neiges *Anser caerulescens caerulescens* (ci-après nommées Oies des neiges) au centre du continent nord-américain est l'impact négatif que ces oies ont sur certaines parties de l'écosystème de l'Arctique. Les Oies des neiges s'assemblent en grandes volées à des points d'escale et dans leurs aires de nidification, s'alimentant parfois en déterrants la végétation souterraine. Cela a contribué à une importante destruction de l'habitat des marais salés côtiers des basses terres de la baie d'Hudson (Abraham et Jefferies, 1997, et les références contenues dans cet ouvrage) ainsi que dans les habitats des terres intérieures, par exemple autour du golfe Queen Maud (GQM) au Nunavut (Alisauskas, 1998). Ces écosystèmes de l'Arctique canadien sont dégradés par l'augmentation du nombre d'Oies des neiges, et ce problème est devenu une priorité pour les organismes responsables de la gestion de la sauvagine. On a formé un groupe de travail multinational qui a eu pour tâche de trouver des solutions possibles au problème, et qui a produit éventuellement une publication spéciale du Plan conjoint sur les oies de l'Arctique du Plan nord-américain de gestion de la sauvagine, intitulée *Arctic ecosystems in peril* (Batt, 1997). Ce rapport décrivait les principaux problèmes provoqués par la surabondance d'Oies des neiges et les enjeux afférents de la biologie et de la gestion de ces populations; nous en résumons les principaux points suivants :

1. Il y a eu de très grandes augmentations de toutes les populations d'Oies des neiges du centre du continent (Abraham et Jefferies, 1997). Les estimations du taux de croissance de la population globale varient de 5 %

à 9 % par an depuis les 25 dernières années, produisant des populations au milieu de la décennie 1990 qui étaient peut-être quatre fois plus élevées qu'elles ne l'étaient au début des années 1970. Au cours de cette période, les prises ont diminué (Abraham et Jefferies, 1997 : 27).

2. Beaucoup de preuves démontrent que les Oies des neiges provoquent la destruction généralisée de la végétation des marais salés arctiques. Jusqu'à 30 % de la superficie totale des marais salés le long des côtes de la baie James et de la baie d'Hudson est très endommagée par les oies (Abraham et Jefferies, 1997).
3. Certaines de ces oies ont jusqu'à maintenant évité la régulation de la population par la densité en colonisant des aires de nidification qui, d'après les dossiers historiques, n'avaient pas été utilisées par l'Oie des neiges.
4. Un exercice de modélisation (Rockwell et coll., 1997) comportant l'analyse d'une matrice de projection classée par âge, avec invariance au temps, a été présentée, concluant que l'option de gestion la plus efficace pour la régulation de la population serait d'accroître le taux de mortalité des adultes.
5. Il a été recommandé qu'étant donné que le taux annuel de mortalité des adultes est composé de la mortalité naturelle et de celle qui est attribuable à la chasse, apparemment de façon additive, la façon la plus efficace d'accroître la mortalité des adultes serait d'augmenter les prises de chasse. Sur la base de cet exercice de modélisation, il semble qu'on puisse diminuer la population dans un délai raisonnable si le taux de croissance de la population peut être réduit à 0,95, et qu'on peut obtenir ce résultat si le taux actuel des prises des adultes est doublé (Rockwell et coll., 1997 : 99).
6. Il a été recommandé que ce doublage du taux de prise devrait être effectué par une gamme de changements aux règlements actuels de chasse, y compris éliminer les limites de prises, permettre l'appâtage et les pipeaux électroniques ainsi que légaliser la chasse printanière (c.-à-d. chasser plus tard que la date de fermeture actuelle de la chasse du 10 mars).

Il est incontestable que le nombre accru d'Oies des neiges a créé des problèmes, notamment dans les écosystèmes de l'Arctique où elles se reproduisent normalement. Cependant, nous questionnons certaines des hypothèses sous-jacentes à la suggestion du rapport Batt (1997), voulant que doubler le taux d'abattage soit suffisant pour réduire la population d'Oies des neiges du centre du continent. Certaines estimations des paramètres dans le modèle de Rockwell et coll. (1997; ci-après nommé le Modèle original) semble avoir été inappropriées. L'utilisation d'hypothèses plus appropriées modifie les estimations du taux d'augmentation des prises pour réduire les populations d'Oies des neiges du centre du continent. Plutôt que de doubler le nombre des prises, par rapport aux valeurs utilisées dans le Modèle original, nous estimons qu'une augmentation de l'ordre de 3 à 7,3 fois aurait été nécessaire pour réduire adéquatement la taille des populations en 1994.

Dans le présent mémoire, nous présentons tout d'abord un argument, fondé sur les statistiques des prises et le taux estimé de croissance des populations, comme le décrit

le rapport (point 1 ci-dessus, Batt, 1997), qui indique qu'une augmentation inférieure à quatre fois le nombre de prises, par rapport à la période considérée dans le Modèle original, n'arrêtera probablement pas la croissance de la population. Nous examinons par la suite les hypothèses utilisées afin de calculer certains des paramètres clés du Modèle original. Les estimations révisées pour ce taux fondées sur les données actuellement disponibles ont mené à des estimations beaucoup plus élevées du taux d'augmentation des prises nécessaire pour réduire la population.

## 2. Vérification du modèle fondé sur les données des prises et la croissance de la population

En se servant de leur modèle, Rockwell et coll. (1997) ont estimé que doubler le taux de prise d'adultes augmenterait suffisamment la mortalité pour réduire la population. Ils ont supposé que le total des prises, au moment de leur analyse, était équivalent à la valeur moyenne de 1985 à 1994, qui était de 305 000, en tenant seulement compte de la portion américaine des prises (Rockwell et coll., 1997 : 99). Lorsqu'on inclut les prises canadiennes, le total monte à environ 400 000 oies (tableau 1). Cela laisse entendre qu'une prise rapportée de 800 000 oies par an serait suffisante pour provoquer le déclin de la population, une valeur qui a été presque atteinte par les prises estimées en 1997 (figure 1, annexe 1). Cependant, de simples calculs de l'estimation des changements dans le taux de prise, basé sur l'estimation de la prise et le taux de croissance des populations, indiquent que cette augmentation ne serait pas suffisante.

Comme le remarquent Abraham et Jefferies (1997), la population d'Oies des neiges du centre du continent (n) s'est multipliée au moins de trois à quatre fois par rapport à celle du début de la décennie 1970 et jusqu'au milieu des années 1990. Parallèlement, la prise totale estimée (g) a en réalité diminué de 1970 à 1994 (la dernière année pour laquelle des données ont été utilisées dans leur analyse) (figure 1, tableau 1). Sur cette base, il s'ensuit que le taux moyen de prise (g/n), que l'on suppose être proportionnel au taux de mortalité attribuable à la chasse, doit avoir diminué au cours de cette période. Si on tient compte de l'augmentation de trois et quatre fois de la taille de la population et d'une diminution d'environ 20 % des prises en moyenne entre 1970 et 1994, le taux de prise en 1994 a dû être entre un quart et un cinquième de sa valeur au début des années 1970.

**Tableau 1**  
Prises annuelles moyennes d'Oies des neiges du centre de l'Amérique du Nord par périodes quinquennales estimées à partir des enquêtes sur les prises aux États-Unis (Mississippi et voies migratoires du Centre) et au Canada (Saskatchewan, Manitoba, et Ontario)

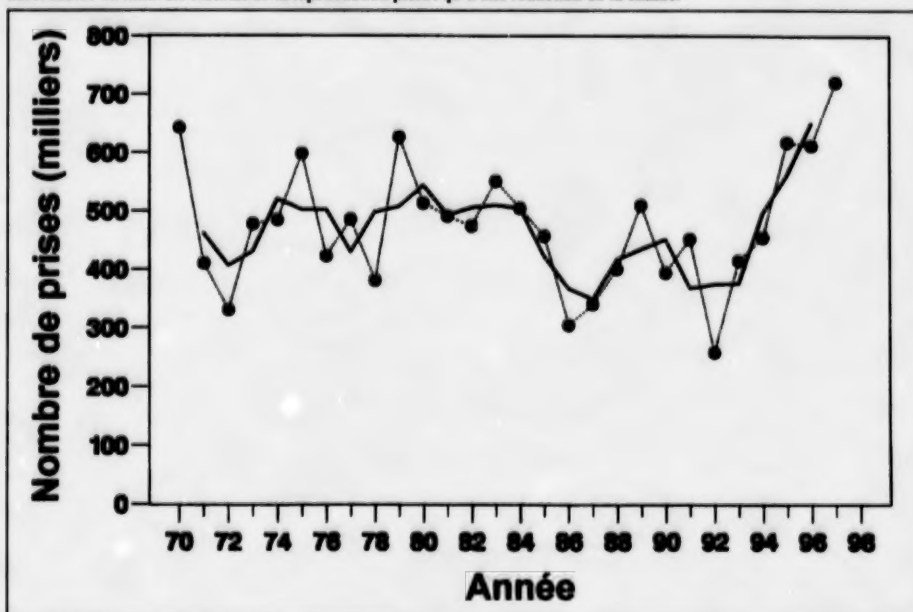
Période	Prises annuelles moyennes (milliers)		
	É.-U.	Canada	Total
1970-1974	399	— <sup>a</sup>	— <sup>a</sup>
1975-1979	427	75	503
1980-1984	394	112	506
1985-1989	292	110	402
1990-1994	317	77	395
1995-1997	340	103	643

<sup>a</sup> Les estimations des prises comparables ne sont pas disponibles pour les prairies canadiennes au cours de cette période



Figure 1

Nombre total estimé d'Oies des neiges prises dans les voies migratoires du Mississippi et du centre des États-Unis et du centre du Canada (Ontario, Manitoba, Saskatchewan) de 1970 à 1997. Des données fiables pour le Canada n'étant pas disponibles pour les années 1970 à 1974, elles ont donc été estimées par rapport à la moyenne pour 1975 à 1979. La ligne solide représente une moyenne mobile de trois ans. Les années ayant des prises qui sont inusitées dans leurs niveaux inférieurs (p. ex., 1992) ont été associées à de faibles proportions de jeunes dans les prises et étaient probablement attribuables au mauvais résultat de la reproduction plutôt qu'à une réduction de la chasse.



En ce sens, des prises totales trois ou quatre fois plus grandes que la valeur moyenne du début des années 1970, équivalentes à une prise de quatre à cinq fois plus grande que la valeur moyenne au cours du début des années 1990, auraient été requises pour que le taux de prise soit équivalent à celui des années 1970. Cependant, la population d'Oies des neiges augmentait déjà dans les années 1970 (figure 2). Si les taux de reproduction et de recrutement n'avaient pas changé dans le temps (comme on le supposait dans le Modèle original, basé sur la tendance des colonies à se déplacer vers de nouvelles aires de nidification si elles épuisaient la végétation d'une ancienne aire), alors cette augmentation de quatre à cinq fois des prises ne sera même pas suffisante pour arrêter la croissance de la population, et elle ne pourra pas évidemment provoquer son déclin au taux prévu. Bien que la prise estimée ait augmenté au cours des dernières années (figure 1), la moyenne américaine de 1995 à 1997 n'était que de 35 % plus élevée que la moyenne au début des années 1970 (tableau 1).

Les arguments précédents indiquent qu'augmenter les prises à deux fois les niveaux du milieu des années 1990, comme le recommandent Rockwell et coll. (1997), ne serait pas suffisant pour limiter la population, et qu'il faudrait une prise beaucoup plus grande. De cette manière, certaines des hypothèses du Modèle original ont dû être inappropriées.

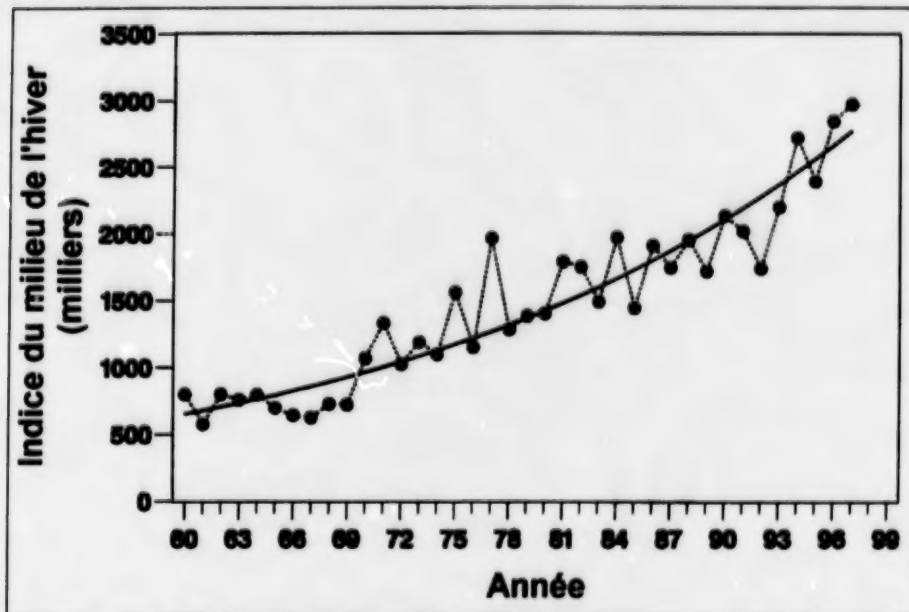
### 3. Examen des hypothèses clés du Modèle original

#### 3.1 Calcul original du changement du taux d'abattage requis pour réduire l'abondance des Oies des neiges

La taille d'une population ne peut être réduite que si le taux de croissance  $\lambda$  (défini comme le taux de croissance asymptotique prévu lorsque ni la survie ni la fécondité changent dans le temps) est réduit à une valeur de moins de 1. Cela peut être atteint en réduisant la reproduction, en augmentant la mortalité ou les deux. Rockwell et coll. (1997) ont effectué une analyse de sensibilité de leur modèle portant sur la dynamique des populations d'Oies des neiges et ils ont montré que le taux de croissance de la population est le plus sensible aux changements dans le taux de survie des adultes. Cette conclusion est cohérente avec les attentes pour toute population ayant un taux de survie relativement élevé des adultes et aucune indication ou peu d'indications du déclin sénescence de la valeur de la reproduction (Caswell, 1989; Francis et coll., 1992b; Rockwell et coll., 1993). Sur la base de cette analyse, Rockwell et coll. (1997) ont conclu que la façon la plus efficace de limiter les populations d'Oies des neiges serait en augmentant la mortalité des adultes. Dans la plupart des publications sur les oies qui ont été étudiées, la mortalité naturelle et la mortalité attribuable à la chasse semblent être additives (Francis et coll., 1992a). Cela laisse entendre que le taux de mortalité attribuable aux causes naturelles (E) n'est pas affecté par la mortalité découlant de la chasse, du moins dans les limites observées. Si nous supposons que le taux de mortalité naturelle ne change d'aucune autre manière dans le temps (comme l'a fait Rockwell et coll., 1997), il s'ensuit que le taux global de mortalité va augmenter si les prises attribuables à la chasse

Figure 2

Le dénombrement du milieu de l'hiver d'Oies des neiges dans les voies migratoires du Mississippi et du Centre de 1960 à 1997. La courbe a été ajustée par une régression logarithmique linéaire et elle indique un taux de croissance de 4 % par an. La régression de 1970 et après indique un taux de croissance de seulement 3 % par an, mais les données des dénombrements effectués dans les aires de reproduction indiquent que le taux réel de croissance de la population était de 5 % par an ou plus élevé (voir le texte).



(K) sont augmentées. Rockwell et coll. (1997) ont estimé le degré auquel il faudrait augmenter les prises de chasse afin de réduire la croissance en utilisant le modèle suivant : ils ont déterminé le degré auquel la survie des adultes ( $s_a$ ) devrait être réduite pour atteindre le taux de croissance de la population (les valeurs de  $\lambda = 0,95$  et  $\lambda = 0,85$  ont toutes deux été utilisées). Représentons le taux moins élevé de survie des adultes souhaité par  $s'_a$ . Puisque la survie des adultes est une fonction à la fois de la mortalité naturelle (E) et de la mortalité attribuable à la chasse (K)

$$s_a = (1-K)(1-E) \quad (1)$$

alors le taux d'abattage (K) correspondant à un taux donné de survie des adultes ( $s_a$ ) et le taux de mortalité naturelle (E) est représenté par

$$K = 1 - \frac{s_a}{(1-E)} \quad (2)$$

De cette manière, le degré relatif auquel le taux d'abattage K devrait être augmenté par rapport aux niveaux actuels pour réduire la croissance de la population à une valeur spécifiée est

$$\frac{K_{\text{nécessaire}}}{K_{\text{actuel}}} = \frac{1 - \frac{s'_a}{(1-E)}}{1 - \frac{s_a}{(1-E)}} = \frac{s'_a + E - 1}{s_a + E - 1} \quad (3)$$

où  $s'_a$  est le taux de survie souhaité et  $s_a$  est le taux actuel de survie. Pour trouver la solution à cette expression, il ne faut

que des estimations de  $s_a$  et E. On peut aussi réécrire cette expression en termes de  $s_a$  et de K seulement :

$$\frac{K_{\text{nécessaire}}}{K_{\text{actuel}}} = \frac{s'_a (K_{\text{actuel}} - 1) + s_a}{s_a K_{\text{actuel}}} \quad (4)$$

Dans le Modèle original, Rockwell et coll. (1997) ont utilisé la première méthode (en principe) pour estimer E en estimant tout d'abord le taux d'abattage K correspondant à ce qu'ils supposaient être les estimations actuelles de la survie des adultes ( $s_a$ ). Le taux d'abattage K peut être estimé à partir de l'analyse des données de recouvrement comme

$$K = f / \phi / c \quad (5)$$

où f (taux de récupération) est la probabilité qu'un oiseau bagué a) est tiré (abattu), b) l'oiseau tiré est récupéré, et c) sa bague est rapportée,  $\phi$  (taux des rapports) représente la probabilité que la bague de l'oiseau sera l'objet d'un rapport, étant donné qu'il a été abattu et récupéré, et c (taux de récupération) est la probabilité qu'un oiseau bagué abattu est récupéré. En général, seul le taux de récupération f peut être estimé directement à partir des données de récupération et le taux d'abattage K doit être calculé en utilisant des valeurs connues et supposées pour les taux de production de rapports et de récupération. Étant donné une estimation du taux d'abattage et du taux de survie des adultes, le taux de mortalité naturel est calculé en remaniant l'équation 1 comme suit

$$E = 1 - \frac{s_a}{(1-K)} \quad (6)$$

En faisant des hypothèses précises au sujet du taux de recouvrement, des productions de rapport et de récupération et du taux actuel de survie, Rockwell et coll. (1997) ont calculé une estimation de  $K$  et (utilisant l'expression précédente) du taux de mortalité naturelle  $E$ . Ils ont déterminé que le taux d'abattage dû à la chasse (et donc le nombre total d'oiseaux pris par rapport à une taille donnée de population) devrait doubler (environ) par rapport aux valeurs actuelles pour réduire la croissance  $\lambda = 0,95$  et environ tripler pour réduire encore plus la croissance à  $\lambda = 0,85$ .

### 3.2 Évaluation des hypothèses clés du Modèle original

L'équation 4 montre clairement que les estimations des trois paramètres sont nécessaires pour déterminer le changement requis de prises pour limiter la population : le taux actuel de survie  $s_a$ , le taux actuel d'abattage  $K_{\text{actuel}}$ , et le taux de survie  $s'$ , requis pour atteindre un  $\lambda$  particulier. Dans la présente section, nous considérons trois problèmes potentiels des estimations des paramètres utilisés dans le Modèle original : la variation temporelle des taux de survie et de prise; la variation géographique de ces taux; et l'incertitude dans l'estimation de  $s'$ .

#### 3.2.1 Changements temporels des taux de récupération et de survie

Le Modèle original de Rockwell et coll. (1997 : 98–99) a utilisé un taux de récupération ( $f$ ) correspondant à la valeur moyenne obtenue par Francis et coll. (1992a) pour la colonie de la baie La Pérouse (BLP) de 1980 à 1988 ( $f = 0,0254$ , qui était près de la valeur estimée pour 1983). De façon semblable, le Modèle original a supposé un taux de survie des adultes de  $s_a = 0,88$ , correspondant à la valeur estimée par Francis et coll. (1992a) pour 1987. Ces taux seraient appropriés seulement si les taux de récupération et de prise n'avaient pas changé depuis ces époques. En fait, la population a presque doublé entre 1983 et 1997, lorsque leur rapport a été rédigé, (supposant que  $\lambda = 1,05$ ), alors que les prises sont demeurées aux niveaux de 1983 ou inférieures à ces niveaux, au moins jusqu'en 1994 (figure 1, tableau 1). Puisque le taux de prise est simplement le rapport du nombre total d'oiseaux abattus avec le nombre total d'oiseaux dans la population au début de la saison de chasse, alors, en supposant un taux constant de mortalité naturelle, on s'attend à ce que la taille de la population double pour réduire le taux de récupération d'environ la moitié. Dans le cadre des hypothèses de l'additivité, cela augmentera le taux de survie des adultes. Francis et coll. (1992a) ont démontré que les deux taux ont considérablement changé dans les directions prévues entre 1970 et 1988 et ont ajouté que ces changements étaient en grande partie une conséquence des augmentations de la taille de la population sans augmentation concomitantes des prises. Étant donné que la population a continué à augmenter après 1988, sans aucune augmentation additionnelle des prises, au moins jusqu'en 1995, il semble probable que ces taux ont continué à changer.

De cette manière, les valeurs utilisées dans le Modèle original pour calculer jusqu'à quel point la prise devrait être augmentée pour réduire  $\lambda$  ont été basées sur un taux de récupération supposé  $f$  qui était plus élevé, et un taux de survie supposé des adultes  $s_a$  qui était plus bas que ce qui était

probablement la réalité au cours de l'ensemble des années faisant partie de l'analyse originale.

#### 3.2.2 Variation géographique des taux de survie et de récupération

Une deuxième question que l'on peut poser au Modèle original est que les valeurs pour  $f$  et  $s_a$  ont été basées sur des données provenant de la BLP, qui est une des plus petites colonies d'Oies des neiges (figure 3) et peut ne pas être typique du reste de la population du centre du continent. Le taux de récupération des Oies des neiges baguées à la BLP était plus élevé que celui des Oies des neiges baguées au cap Henrietta Maria (CHM) ou à la rivière McConnell (McC) au cours des mêmes années (Francis et Cooke, 1992a). Le taux de production de rapports pour les Oies des neiges de la BLP semble être comparable à celui des autres espèces de sauvagine et n'était pas touché par les bagues de couleur (annexe 2), indiquant que ces différences dans le taux de récupération étaient attribuables à la variation entre colonies dans les taux de prise ou de survie.

Les oies des différentes colonies entourant la baie d'Hudson ont suivi différentes routes de migration et sont donc l'objet de pressions de chasse différentes (Francis et Cooke, 1992a). Dans le cas des oies du CHM, le taux de récupération était plus faible comparativement aux oies de la BLP, mais le taux de survie était semblable. Francis et Cooke (1992a) ont mentionné que cela pouvait être attribuable au fait que les chasseurs autochtones près de la baie James rapportaient rarement les bagues des oies du CHM qu'ils abattaient. Au cours des années 1970, la prise annuelle par les Cris autour de la baie James et de la baie d'Hudson a été estimée à environ 31 000 oiseaux au Québec (Boyd, 1977) et à environ 45 000 en Ontario (Prevett et coll., 1983). Ce total est comparable à la prise totale rapportée d'Oies des neiges du centre du continent ailleurs au Canada au cours de cette période (tableau 1). La proportion d'oiseaux pris à la baie James qui proviennent du CHM, plutôt que de l'île de Baffin, est inconnue, mais il est plausible que la prise des Autochtones soit assez importante pour réduire le taux de survie des oiseaux du CHM à un niveau comparable à celui des oiseaux de la BLP, malgré des prises moins élevées (telles qu'indexées par le taux de récupération) dans d'autres régions de l'Amérique du Nord.

Par contre, la plupart des oies de la McC migrent plus à l'ouest où un beaucoup moins grand nombre est pris par les chasseurs autochtones. Dans ce cas, le taux de récupération plus faible à la McC peut indiquer une prise moins élevée que celle de la BLP. En supposant qu'il n'y ait aucune source additionnelle de mortalité naturelle, cela laisserait entendre que le taux de survie était plus élevé à la McC qu'à la BLP. Les estimations fondées sur des zones particulières du taux de survie des adultes à la McC étaient plus élevées que celles de la BLP (Francis et Cooke, 1992a); cependant, étant donné que le baguage à la McC a continué pendant seulement deux ans, malgré des échantillons très grands, la précision n'était pas adéquate pour pouvoir le confirmer.

Si le taux de prise diffère d'une colonie à l'autre, comme l'indiquent ces analyses, alors les valeurs de la BLP ne sont pas nécessairement appropriées pour estimer les paramètres démographiques de la population globale du centre du continent.

Figure 3

Principales aires de nidification de l'Oie des neiges du centre du continent dans le nord-est du Canada. La taille des cercles est proportionnelle au nombre estimé d'oies nidifiant dans chaque colonie en 1997 ou 1998: golfe Queen Maud : 1 384 000 (Alisauskas et coll., 1998); île de Baffin : 1 767 000; île Southampton : 708 000; cap Henrietta Maria : 200 000; baie La Pérouse : 66 000; rivière McConnell : 154 000 (R. H. Kerbes, comm. pers.).



### 3.2.3 Taux de survie requis pour réduire $\lambda$ à 0,95

En utilisant le Modèle original, Rockwell et coll. (1997) ont conclu qu'un taux de survie de  $s_a = 0,795$  serait suffisant pour réduire  $\lambda$  à 0,95, ce qui correspond à une réduction de 5 % par an de la population. Cette valeur a été calculée à partir de la matrice de projections utilisée pour modéliser la population du centre du continent et elle est exacte du point de vue analytique étant donné la matrice. Cependant, il y a plusieurs raisons pour remettre en question la validité des projections basées sur cette matrice. Dans le Modèle original, les éléments de la matrice ont été modifiés *a posteriori* pour calculer une matrice produisant une valeur prévue de  $\lambda$ , qui était pareille au taux de croissance observé de la population du centre du continent (qu'elle suppose être de 5 % par an). Cela a été fait en utilisant des attentes logiques basées en grande partie sur les données provenant de la BLP.

Le problème avec l'utilisation d'un taux de croissance comme  $\lambda$  critère de sélection du modèle est qu'il y a une série infinie de combinaisons des valeurs de survie et de

fertilité qui produiront le même taux de croissance (Caswell, 1989). De cette manière, il n'est pas possible de vérifier la validité d'aucune matrice particulière sans données additionnelles. De telles données n'étaient pas disponibles au sujet des autres colonies pour la même période, mais il existe de l'information rétrospective qui indique que la matrice utilisée dans le Modèle original n'était pas appropriée. Plus précisément, la valeur de survie des adultes de 0,795 requise pour réduire la croissance à 0,95 était presque la même que l'estimation du taux moyen de survie de la population adulte de la BLP de 1970 à 1978 ( $s_a = 0,80$ ), une période pendant laquelle la population de la BLP (Cooch et Cooke, 1991; Francis et coll., 1992a) et la population en général du centre du continent étaient en croissance rapide (Reed et coll., 1987; Kerbes, 1994). Si  $s_a = 0,795$  était réellement suffisant pour réduire maintenant la taille de la population, cela laisse entendre soit 1) que la productivité moyenne d'oisillons dans l'ensemble de la population du centre du continent est maintenant beaucoup plus basse qu'elle ne l'était à la BLP au cours de la décennie 1970 soit 2) que le taux de survie des



adultes était plus élevé aux colonies autres que celles de la BLP, ou les deux. Nous sommes d'avis que les deux explications sont insuffisantes. Premièrement, bien qu'il y ait des différences évidentes de la productivité attendue parmi les colonies (la fécondité, notamment la réussite de la nidification et la survie des oisillons, sera probablement plus faible dans les colonies plus grandes plus au nord qu'à celles de la BLP parce que la saison de nidification est plus courte et qu'il y a un échec plus fréquent de la reproduction), les ratios d'âge des prises ne montrent aucun changement à long terme dans la proportion des oies immatures de la population du centre du continent (C. M. Francis, données inédites). Cela indique que la fécondité moyenne de la population du centre du continent n'était pas considérablement plus élevée au cours des années 1970 qu'à présent. Deuxièmement, supposons que la mortalité naturelle était au moins aussi grande pour les oies nidifiant dans les régions nordiques ayant une migration plus longue et des conditions plus dures de reproduction que pour les oies à la BLP, le taux de survie plus élevé des adultes dans les colonies du Nord serait attribuable à une mortalité par la chasse moins élevée. Bien que cela a semblé être le cas dans la comparaison entre les données de la McC et de la BLP, les estimations du taux d'abattage tirées des enquêtes sur les prises et les dénombrements dans les aires de reproduction indiquent que le taux moyen de prise au centre du continent peut avoir été plus élevé que celui de la BLP (voir la section 4.1, ci-dessous). On peut donc conclure qu'il y a peu d'indications solides indiquant que le taux de survie a connu une moyenne plus élevée dans les colonies du Nord par rapport à celui de la BLP.

L'estimation de la valeur de survie des adultes  $s'$ , nécessaire pour réduire le taux de croissance basée sur une seule matrice de projection (qui nécessite des hypothèses simplificatrices au sujet de l'homogénéité des colonies et aucun changement dans le temps) est potentiellement susceptible à un biais considérable. Une méthode plus solide serait d'élaborer un modèle de métapopulation structuré dans l'espace et dans le temps, ce qui dépasse la portée du présent mémoire. Malgré cela, nous remarquons qu'étant donné l'incertitude entourant la validité de la matrice de projection, il pourrait être prudent d'utiliser un taux cible moins élevé de survie pour accroître la probabilité d'une réduction satisfaisante de la population. Une valeur de  $s' = 0,795$  peut ne pas suffire à arrêter la croissance de la population et une cible de  $s' = 0,72$ , telle qu'elle est recommandée dans le Modèle original pour réduire  $\lambda$  à 0,85, peut être plus appropriée pour que le taux réalisé soit réellement  $< 1$ .

#### 4. Conséquences des hypothèses révisées

Dans la section précédente, nous avons montré que les estimations de deux des principaux paramètres du Modèle original, soit celles des taux d'abattage et de survie, peuvent avoir été inappropriées. Dans la présente section, nous utilisons les données disponibles pour obtenir de meilleures estimations de ces paramètres et nous recalculons ensuite les changements des prises qui seraient requises pour réduire la population à un taux adéquat. À part la révision de ces estimations, nous avons retenu, autant que cela était possible, les hypothèses et la conception du Modèle original.

Nous avons réalisé cette analyse en deux étapes. Nous avons commencé par calculer l'augmentation des prises qui

aurait été requise au cours de la saison de chasse 1994 pour limiter la population. Nous avons choisi cette année pour deux raisons. Premièrement, c'est l'année des données les plus récentes sur les prises utilisées dans l'élaboration du Modèle original. Par conséquent, nos résultats peuvent être directement comparés avec ceux de Rockwell et coll. (1997). Deuxièmement, la plus grande partie des données disponibles sur les taux de récupération et de survie des Oies des neiges, sur laquelle nous basons nos calculs, ne sont disponibles que jusqu'à cette date. La prise de 1994 était semblable à la moyenne pour la décennie précédente.

Comme deuxième étape, nous avons ensuite prévu les changements des prises qui seraient requis en 1999, comparativement aux estimations les plus récentes des prises (saison 1997-1998). Puisque nous n'avons pas de données adéquates pour mesurer directement les conséquences des augmentations des prises de 1995 et par la suite (tableau 1, figure 1), nous basons cette prévision sur les relations observées entre les taux d'abattage et de survie pendant les années précédentes.

À l'équation 4, nous constatons que l'ampleur de l'augmentation de l'abattage nécessaire pour atteindre la réduction souhaitée de la croissance de la population (sur la base de l'hypothèse du modèle utilisé par Rockwell et coll., 1997) est seulement dépendante du taux d'abattage et du taux de survie des adultes, alors nous faisons une estimation de ceux-ci.

##### 4.1 Taux d'abattage estimé en 1994

Comme le remarquent Rusch et Caswell (1997), un taux de prise (qui est proportionnel au taux d'abattage) pourrait être estimé de deux façons. La première est à partir des récupérations des bagues, comme le montre l'équation 5. La seconde nécessite des estimations de la population totale avant la saison de chasse et les estimations de la prise totale. Nous allons examiner tour à tour ces deux méthodes.

Nous avons estimé le taux de récupération pour 1994 basé sur une relation modélisée entre le taux de récupération et le temps, plutôt que d'utiliser l'estimation dans des zones précises du taux de récupération pour 1994, afin d'améliorer la précision de l'estimation et pour obtenir une estimation qui peut mieux prévoir les changements à l'avenir. Nous avons basé nos analyses initiales sur les données de la BLP, qui était la seule colonie de reproduction d'Oies des neiges où il y avait un programme généralisé de baguage à partir des années 1970 jusqu'à la décennie 1990 et donc assez de données pour estimer la relation entre les taux de récupération et de survie. Après 1988, plusieurs oiseaux n'ont pas reçu de bagues de couleur, mais, comme le montre l'annexe 2, cela n'a pas affecté le taux de récupération, et nous avons donc regroupé les données des oiseaux ayant ou non des bagues colorées. Nous avons basé nos estimations du taux de récupération seulement sur les récupérations directes (celles de la saison immédiatement après le baguage), pour deux raisons. Premièrement, nous pouvions regrouper les données sur les sexes, augmentant ainsi la précision des estimations. Deuxièmement, le taux de récupération des oiseaux préalablement bagués a tendance à être inférieur à celui des oiseaux récemment bagués, peut-être à cause des changements dans leur état reproductif (Francis et coll., 1992b).

Les résultats indiquent que le taux de récupération a baissé, au moins jusqu'en 1994 ( $P < 0,001$ ; tableau 2),

**Tableau 2**

Taux moyen de récupération directe d'Oies des neiges baguées à la baie La Pérouse (Manitoba) et du golfe Queen Maud (Nunavut), de 1970 à 1995 par périodes quinquennales.<sup>a</sup>

Lieu/période	Taux de récupération des adultes		Taux de récupération des oiseaux immatures	
	Moyenne	ET	Moyenne	ET
<b>Baie la Pérouse</b>				
1970-1974	5,19	0,49	9,44	0,46
1975-1979	4,42	0,44	8,49	0,37
1980-1984	3,06	0,15	5,52	0,54
1985-1989	1,87	0,24	2,53	0,53
1990-1994	1,28	0,22	2,22	0,52
1995 <sup>b</sup>	1,38	0,40	1,46	0,40
<b>Golfe Queen Maud</b>				
1990-1994	1,00	0,24	1,95	0,76
1995-1997 <sup>b</sup>	1,67	0,16	2,89	0,65

<sup>a</sup> Aux fins de l'analyse, les sexes ont été regroupés ainsi que les oiseaux portant ou non des bagues de couleur sur la patte puisque aucun de ces facteurs n'influent sur le taux de récupération directe.

<sup>b</sup> A remarquer que le taux de production de rapports peut avoir augmenté au cours de cette période à cause de l'utilisation d'un numéro de téléphone sans frais à partir de 1995 pour rapporter les bagues.

comme nous l'avions prévu sur la base d'une prise constante ou à la baisse et d'une population à la hausse. Le taux moyen de récupération dans les années 1990 a été d'environ un quart de ce qu'il était au début de la décennie 1970, comme les arguments présentés à la section 2 du présent mémoire l'avaient prévu. La valeur estimée pour 1994 était de 0,011 (limite de confiance à 95 % 0,009-0,013). En supposant un taux de production de rapports de 0,38 et un taux de récupération de 0,8, cela correspond à un taux d'abattage de 0,036, (fourchette de 0,029-0,044 basé sur les limites de confiance à 95 % des estimations du taux de récupération).

Nous avons aussi estimé le taux de récupération des Oies des neiges baguées de 1990 à 1997 au GQM, la seule autre colonie de reproduction où un grand nombre d'oiseaux avaient récemment été bagués chaque année. Nous avons inclus seulement les oiseaux qui avaient reçu soit une bague unique en métal soit une bague en métal sur une patte et une bague colorée sur l'autre patte. Ces dernières ont été placées sur la plupart des femelles immatures, mais sur aucun des oiseaux adultes. Nous avons exclu les oiseaux ayant des colliers puisque leur taux de récupération était environ le double de celui des oiseaux marqués en même temps avec seulement des bagues aux pattes (C. M. Francis, données inédites). Au cours de 1990-1994, les taux de récupération moyens des adultes et des jeunes étaient semblables, mais légèrement inférieurs à ceux estimés pour la BLP au cours de la même période (tableau 2). Le taux estimé de récupération des adultes pour 1994, basé sur une régression linéaire dans le temps, était de 0,0078 (limites de confiance à 95 % 0,002-0,014). Ces données sont cohérentes avec les données préalables pour McC, indiquant que le taux de récupération peut être inférieur pour certaines des colonies plus à l'ouest comparativement à celles de la BLP comme nous l'avons décrit ci-dessus (section 3.2.2). En supposant un taux de production de rapports à ces colonies semblable à celui de la colonie de la BLP, ce taux correspond à un taux d'abattage de 0,026 (fourchette de 0,007-0,047).

La méthode de rechange d'estimations du taux d'abattage est basée sur des estimations de la population

totale au début de la saison de chasse et de la prise totale. Les estimations actuelles de la prise légale totale (g) par des chasseurs détenant un permis pour la chasse aux Oies des neiges au Canada et aux États-Unis, basées sur les données d'enquêtes sur les prises, sont considérées comme raisonnablement sans biais (Cooch et coll., 1978; Geissler, 1990), bien que cela doit être accepté en partie de bonne foi puisqu'il y a beaucoup d'incertitude entourant les questionnaires qui ne sont pas retournés ainsi que les prises par les chasseurs ne détenant pas de permis. Par ailleurs, les estimations de la population au début de la saison de chasse ne sont pas disponibles directement. Francis et coll. (1992a) ont utilisé des données de dénombrement du milieu de l'hiver (N) pour calculer une estimation brute des directions de changement du taux de prise en utilisant la formule  $g/(g + N)$ . Cependant, cette méthode ne se prête pas à des mesures quantitatives du taux de prise pour plusieurs raisons. Premièrement, le dénombrement du milieu de l'hiver est, au mieux, seulement un indice de la population totale, qui peut représenter moins de 50 % de la véritable population en hiver (voir p. ex., Kerbes, 1975). Sans estimation d'un facteur de correction requis pour convertir les dénombrements du milieu de l'hiver à la taille totale de la population, g et N ne peuvent être additionnés ensemble de façon significative. Deuxièmement, la proportion de la population dénombrée au cours de l'enquête du milieu de l'hiver a fort probablement changé dans le temps, alors que des proportions accrues d'Oies des neiges hivernent dans les champs agricoles loin de la côte. Troisièmement, l'enquête du milieu de l'hiver a lieu avant la fin de la saison de chasse, faisant en sorte qu'une partie de la prise (g) représente des oiseaux dénombrés au cours de l'enquête du milieu de l'hiver. Quatrièmement, l'équation précédente ne tient pas compte des énormes pertes et de la mortalité naturelle entre le début de la saison de chasse et le moment d'effectuer l'enquête du milieu de l'hiver. Cinquièmement, l'enquête du milieu de l'hiver ne fait pas la différence entre l'Oie de Ross *Anser rossii* et l'Oie des neiges à l'étape de son plumage blanc, qui potentiellement ont augmenté à des taux différents. Finalement, les taux des prises diffèrent selon la classe d'âge, mais l'enquête du milieu de l'hiver ne donne aucune information sur la composition en âge de la population (bien que la composition en âge ait été estimée pour les volées dans certaines zones depuis la décennie 1950; U.S. Fish and Wildlife Service, 1997).

Une autre source d'information sur la taille de la population provient des dénombrements des colonies de reproduction (figure 3). On croit que ces dénombrements, basés surtout sur des photographies aériennes, fournissent des estimations raisonnables du nombre de spécimens nidificateurs dans chaque colonie photographiée (Kerbes, 1975, 1994; Alisauskas et coll., 1998). Ces enquêtes n'ont pas été effectuées tous les ans, mais en 1997 et 1998, toutes les colonies connues de taille moyenne à grande d'oiseaux nidificateurs de l'Arctique ont été recensées (figure 3). Les estimations totales des populations nidificatrices dans ces colonies à ce temps-là atteignaient 4,38 millions d'adultes. Cela sous-estime la population totale à tel point qu'il y a des oies nidifiant dans des colonies qui n'ont pas été recensées et qu'il y en a qui étaient à l'extérieur des limites qui l'ont été. L'ampleur de la sous-estimation est présumée petite (R. H. Kerbes, comm. pers.), mais elle est évidemment inconnue. Par contre, cela pourrait surestimer la population de 1994 à

tel point que la population a continué à augmenter jusqu'en 1997-1998. Pour estimer le nombre des adultes dans l'envolée d'automne 1994, nous avons supposé que ces deux facteurs se sont mutuellement annulés. Nous avons aussi supposé que le nombre d'oies qui ont été prises dans d'autres voies migratoires (p. ex., la voie migratoire du Pacifique) étaient comparables au nombre d'oies des colonies plus à l'ouest (p. ex., l'île Banks), qui ont été incluses dans le compte des prises de la voie migratoire du Centre. Pour estimer le taux de prise des adultes en 1994, nous devons aussi estimer le nombre d'oies adultes, qui ne se reproduisaient pas, présentes dans l'envolée d'automne. Nous avons utilisé des modèles matriciels comportant les mêmes paramètres que les modèles de Rockwell et coll. (1997), pour estimer le nombre d'oies qui ne se reproduisaient pas à 28 % du nombre d'oies nidificatrices (E. G. Cooch, données inédites). Cela est semblable à la proportion d'oiseaux non reproducteurs estimés par Alisauskas et coll. (1998) présents dans la colonie du GQM (32 % du nombre de reproducteurs). En utilisant la moyenne de ces deux estimations, (30 %), nous avons estimé l'envolée d'automne en 1994 à environ 5,6 millions d'adultes. La prise totale moyenne au cours de la période 1985-1994, qui était semblable à la prise estimée en 1994, était de 400 000 oiseaux. Le ratio d'âge moyen estimé de la prise au cours de cette période, basé sur des enquêtes dans des zones précises effectuées par l'U.S. Fish and Wildlife Service et le Service canadien de la faune, était de 0,575. De cette manière, la prise estimée des adultes était de 230 000 et le taux estimé de prise était de  $230\,000/5\,600\,000 = 0,04$ . En tenant compte d'un taux de récupération de 0,80, comme nous l'avons fait dans l'analyse du taux de récupération, cela représente un taux de prise de 0,05. Ce taux est près du taux d'abattage estimé obtenu des analyses du taux de récupération, surtout en tenant compte de la précision et de l'exactitude inconnues de la plupart des paramètres utilisés pour obtenir ces estimations.

#### 4.2 Survie estimée en 1994

Si la mortalité associée à la chasse peut s'ajouter aux autres sources de mortalité et si la mortalité non attribuable à la chasse n'a pas changé dans le temps (comme cela a été supposé dans le Modèle original), il s'ensuit donc qu'une diminution du taux de prise, comme l'indique le déclin du taux de récupération, devrait être associée à une augmentation du taux de survie. Pour mettre à l'essai cette hypothèse, en utilisant encore une fois les données de baguage de la BMP, nous avons utilisé SURVIV (White, 1983) pour estimer le taux de survie des adultes en utilisant des modèles calculés à partir de ceux contenus dans le mémoire de Brownie et coll. (1985). Nous avons utilisé des données provenant des oiseaux bagués comme adultes et comme immatures. Le modèle le plus général que nous avons pu utiliser permettait à tous les taux de survie et de récupération de varier selon les années (modèle H1). Cependant, le taux de survie des adultes a été estimé avec très peu de précision à partir de ce modèle, particulièrement ces dernières années, étant donné le déclin des tailles des échantillons bagués ainsi que la diminution du nombre des récupérations. Pour accroître la sensibilité permettant de déceler les changements du taux de survie, nous avons ensuite ajusté le modèle dans lequel le taux de survie était contraint afin d'être constant pour chaque période quinquennale de 1970 à 1994 (la

**Tableau 3**  
Taux de survie d'Oies des neiges adultes baguées à la baie La Pérouse (Manitoba) et au golfe Queen Maud (Nunavut) de 1970 à 1995 par périodes quinquennales

Lieu/Période	Taux de survie des mâles		Taux de survie des femelles	
	Moyenne	ET	Moyenne	ET
<b>Baie La Pérouse</b>				
1970-1974	0,80	0,019	0,80	0,020
1975-1979	0,82	0,015	0,81	0,017
1980-1984	0,86	0,014	0,84	0,017
1985-1989	0,86	0,018	0,83	0,020
1990-1994	0,94	0,039	0,94	0,042
<b>Golfe Queen Maud</b>				
1989-1995	0,94	0,063	0,92	0,064

<sup>a</sup> Les paramètres ont été estimés à l'aide de SURVIV, indépendamment pour chaque sexe, en utilisant un modèle qui supposait que la survie des adultes demeurait constante dans chaque période quinquennale, mais que le taux de survie des oiseaux immatures et le taux de récupération variaient selon les années (les oiseaux bagués comme immatures ont été inclus dans l'analyse de la baie La Pérouse seulement).

dernière année pour laquelle le taux de survie pouvait être estimé, parce que le baguage a arrêté en 1995). Nous avons comparé les résultats avec les modèles où le taux de survie était contraint pour être constant pour les 15 dernières ou 10 dernières années de la période, correspondant avec les hypothèses des modèles de Rockwell et coll. (1997).

Sur la base de ces données, les Oies des neiges mâles et femelles, le modèle le plus parcimonieux, tel que déterminé dans le critère d'information Akaike, permettait au taux de survie des adultes d'être différent d'une période quinquennale à l'autre, la période quinquennale finale étant différente des périodes quinquennales précédentes (tableau 3). Dans un test unilatéral de l'hypothèse que le taux moyen de survie des adultes avait augmenté dans la période finale (comme l'avait prévu le changement du taux de prise) comparativement à l'hypothèse qu'il n'avait pas augmenté, l'hypothèse d'aucun changement a été rejetée en ce qui concerne les mâles et les femelles ( $P < 0,05$  dans les deux cas).

Nous avons aussi estimé le taux de survie basé sur les données de baguage des adultes au GQM de 1989 à 1995. Nous avons utilisé le même critère que dans l'analyse du taux de récupération, sauf que nous avons aussi inclus des données de 1989 (le début du baguage à ce site) pour accroître l'ampleur de l'échantillon. Bien que la précision ait été faible, des estimations moyennes pour les deux sexes étaient remarquablement près des estimations les plus récentes pour la BLP (tableau 3), réaffirmant l'indication que le taux de survie des adultes est actuellement plus élevé que celui avancé par Rockwell et coll. (1997).

Bien qu'il semble probable que la survie ait continué à augmenter de 1990 à 1994, nos meilleures estimations du taux de survie pour 1994 à partir de ces modèles sont des estimations de survie moyenne au cours de la dernière période d'environ  $s_x = 0,94$ . Malheureusement, même si nous regroupons les données des mâles et des femelles, l'erreur-type (ET) des estimations de la BLP est relativement élevée à  $\pm 0,029$ . Cela correspond à une limite de confiance à 95 % en ce qui concerne la survie entre 0,88 et 1, représentant un taux de mortalité entre 0,12 et 0.



Une autre méthode pour estimer le taux de survie pour 1994 est de modéliser la survie en fonction linéaire du taux de recouvrement (Francis et coll., 1992a). À la suite de Francis et coll. (1992a), nous avons ajusté ce modèle en utilisant des données tirées des oiseaux bagués seulement comme adultes, regroupant les mâles et les femelles. Le modèle résultant, y compris les données de 1970 à 1995, était presque identique à celui calculé par Francis et coll. (1992a) utilisant seulement les données jusqu'en 1988 :  $s_i = 0,92 - 2,9 f_i$ , où  $s_i$  est le taux de survie des adultes dans l'année  $i$  et  $f_i$  est le taux de récupération des adultes dans l'année  $i$ . Basé sur notre estimation préalable de 0,011 quant au taux de récupération en 1994, cela indique un taux de survie cette année-là de 0,89, près de la limite de confiance inférieure de l'estimation directe. Une troisième méthode est de modéliser la survie comme fonction linéaire du temps. Bien que la survie ne puisse indéfiniment s'accroître de façon linéaire, ce modèle avait un ajustement tout aussi bon à la régression en relation au taux de récupération dans la gamme des années analysées (1970–1994). Le taux estimé de survie pour 1994 calculé à partir de ce modèle était de 0,91.

#### 4.3 Impact des paramètres révisés sur les estimations des prises requises en 1994

Dans les sections précédentes, nous avons estimé le taux d'abattage des adultes pour 1994 à 0,026 et 0,036 basé sur les données de récupération respectivement du GQM et de la BLP ou à 0,05 basé sur les estimations de la prise totale et de la population adulte totale à l'automne. Les différences entre les données du GQM et de la BLP étaient semblables aux différences entre la McC et la BLP à la fin de la décennie 1970. Les valeurs moins élevées basées sur les données sur le baguage pourraient être attribuables à plusieurs facteurs :

- 1) le taux de production de rapports des oiseaux bagués était moins élevé que nous supposions (malgré deux calculs indépendants d'une valeur semblable);
- 2) le taux de prise pour au moins une de ces colonies était inférieur à la moyenne de la population;
- 3) les enquêtes sur les prises sont biaisées à la hausse, peut-être à cause des non-répondants; ou
- 4) l'envolée d'automne des adultes a été sous-estimée, peut-être à cause de colonies oubliées, de dénombrements inexacts ou d'une proportion d'oiseaux non reproducteurs qui était plus élevée qu'estimée. Les données ne sont pas suffisantes pour permettre de déterminer lequel de ces facteurs peut être le plus important; de toute manière, les erreurs-types ne sont pas disponibles dans le cas de plusieurs des composants des deux estimations. Nous soupçonnons que l'estimation de 0,026, bien que potentiellement appropriée pour certaines colonies, est trop faible pour la population du centre du continent dans son ensemble, parce que cela laisse entendre soit que l'envolée d'automne des adultes était deux fois plus élevée qu'estimée soit que les prises réelles n'ont été en moyenne que la moitié aussi importantes que celles estimées dans les enquêtes sur les prises. Bien que des erreurs de cette importance soient possibles, elles semblent improbables et nous limiterons nos analyses à la fourchette de 0,036 à 0,05 (si 0,026 était exact, l'augmentation requise des prises serait encore plus importante que celle que nous estimons).

La modélisation directe de la survie indique une valeur de 0,94 pour la BLP et le GQM, mais comme on le remarque ci-dessus, les limites de confiance sont assez larges. La comparaison avec les estimations précédentes du

taux d'abattage sous-entend que ces estimations sont probablement trop élevées puisqu'elles laissent entendre un taux de mortalité naturelle ( $E$ ), basé sur l'équation 1, entre 0,01 et 0,03. Ce taux est considérablement inférieur à l'estimation de  $E = 0,08$  calculée à partir de la relation à long terme entre les taux de récupération et de survie à la BLP (Francis et coll., 1992a). Il est aussi nettement inférieur aux estimations de mortalité de la population non chassée de Bernaches nonnettes *Branta leucopsis* (Owen, 1984), bien qu'on puisse s'attendre à ce que ces dernières soient plus élevées que les estimations pour l'Oie des neiges à cause d'un vol migratoire plus long et plus ardu au-dessus de l'océan. Bien que la grande disponibilité d'aliments aux aires d'escale et d'hivernage puisse avoir mené à une mortalité naturelle moins élevée des Oies des neiges, il semble improbable que ce taux soit moins de 0,03 et il pourrait facilement être plus élevé. La survie estimée à partir des modèles à long terme était de 0,89 à 0,91, laissant entendre un taux de mortalité naturelle se situant entre 0,04 et 0,08. La véritable valeur moyenne pour la population en 1994 était probablement entre ses limites de 0,89 et 0,94, et nous basons donc nos analyses sur ces limites.

Basé sur les modèles de Rockwell et coll. (1997),  $s_a$  doit être réduit à 0,795 pour réduire  $\lambda$  à 0,95 et à 0,72 pour réduire  $\lambda$  à 0,85. Basé sur l'équation 4, pour les fourchettes de paramètres qu'on vient de mentionner, nous estimons qu'une augmentation du taux d'abattage entre trois et cinq fois aurait été requise pour réduire  $s_a$  à 0,795 en 1994, et un taux se situant entre 4,5 et 7,3 fois pour réduire  $s_a$  à 0,72 (figure 4). Ces résultats font contraste avec les conclusions de Rockwell et coll. (1997) voulant que doubler le taux d'abattage pour le premier taux et de le tripler pour le taux subséquent aient été suffisants. De plus, comme nous l'avons remarqué à la section 3.2.3, réduire la survie à 0,80 peut ne pas être suffisant pour réduire  $\lambda$  à moins de 1, alors les estimations pour  $s_a = 0,72$  peuvent être plus appropriées.

Si nous tenons compte de la prise estimée totale au cours de 1994 comme 230 000 adultes (voir ci-dessus), une augmentation de trois à cinq fois (requis pour réduire  $s_a$  à 0,795) laisse entendre une prise entre 0,7 et 1,1 million d'ois adultes, alors qu'une augmentation se situant entre 4,5 et 7,3 fois (pour réduire  $s_a$  à 0,72) laisse entendre une prise entre 1 et 1,6 million d'adultes. En supposant un ratio d'âge de 57 % d'adultes dans la prise, ces fourchettes correspondent à une prise totale (y compris les jeunes oiseaux) d'environ 1,2 à 2,8 millions d'ois.

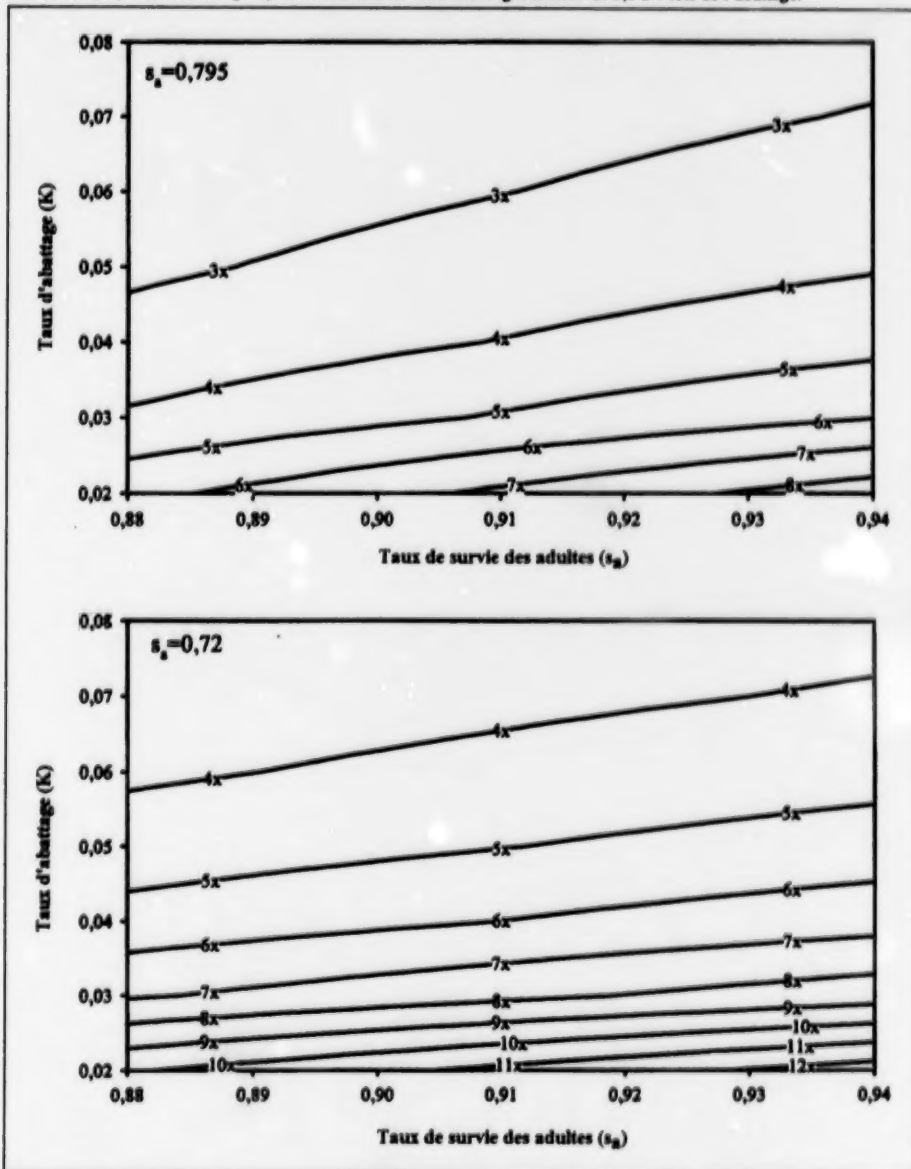
#### 4.4 Augmentation prévue requise pour 1999

Les données d'enquête indiquent que la prise d'Oies des neiges a augmenté depuis 1994, la prise estimée totale pour 1997 étant environ de 80 % plus élevée que la moyenne pour la période de 1985 à 1994 (tableau 1). Le taux moyen de récupération des oies marquées au GQM était d'environ 60 % plus élevé de 1995 à 1997 comparativement à celui de 1990 à 1994 (tableau 2), indiquant que cette prise accrue a mené à un taux accru de prise. Cependant, ce taux accru de récupération pourrait aussi être attribuable à l'introduction en 1995 d'un numéro de téléphone sans frais permettant de rapporter les bagues des oies ainsi qu'aux efforts accrus visant à promouvoir la production de rapports sur les bagues. Pour cette raison, nous ne pouvons utiliser le taux de récupération pour estimer directement les taux de prise et



**Figure 4**

Effet de différentes valeurs des taux actuels de survie et d'abattage sur l'augmentation estimée du taux d'abattage nécessaire pour réduire la survie des adultes à 0,795 ou 0,72, les valeurs requises pour atteindre des taux de croissance de = 0,95 et 0,85 respectivement, basées sur l'hypothèse supposée du Modèle original de Rockwell et coll. (1997). Les lignes représentent des paires de valeurs des taux de survie et d'abattage correspondant au nombre spécifié d'augmentation du taux d'abattage. Par exemple, si le taux actuel de survie des adultes est 0,91 et le taux d'abattage actuel est 0,04, alors réduire  $s_a$  à 0,795 nécessitera environ une augmentation de 3,8 à 4 fois de l'abattage.



d'abattage; nous prévoyons plutôt la prise requise pour 1999 basée sur les changements estimés de la taille de la population. Nous remarquons que même une augmentation de 80 % dans la prise était de beaucoup inférieure à notre estimation minimum d'une triple augmentation requise pour mettre fin à la croissance de la population. Si la population a continué à s'accroître à un taux de 5 % par an ( $\lambda = 1,05$ ), elle serait environ 27 % plus grande en 1999 qu'elle ne l'était en 1994. Même si on tient compte d'une certaine réduction du taux de croissance à cause de l'augmentation de la prise, il semble probable que la population sera au moins 20 % plus

nombreuse en 1999 qu'elle ne l'était en 1994. Sur la base de cette hypothèse, la prise totale requise pour limiter la population en 1999 serait d'environ 20 % plus élevée que cela n'avait été estimé dans la section précédente. De cette manière, la prise totale requise se situerait entre 0,85 et 1,9 million d'adultes ce qui, en supposant aucun changement dans les ratios d'âge (le ratio d'âge estimé dans la prise de 1997 étant encore une fois 57 %), représente entre 1,5 et 3,4 millions d'œufs. Par rapport aux estimations les plus récentes des prises de 720 000 oiseaux en 1997, cela correspond à une autre augmentation de 2,1 à 4,7 fois.

Si nous supposons que les estimations des prises et de l'envolée de l'automne utilisées en 1994 étaient raisonnables, exactes et que  $s_1$  pourrait être réduit de 0,89 à 0,72 pour assurer la réduction adéquate de la population, alors notre meilleure estimation de la prise requise en 1999 correspondrait à environ 2,1 millions d'oies de l'envolée d'automne prévue de 9,2 millions d'oies (en supposant 20 % de croissance de 1994 à 1999 et 27 % d'oies immatures dans l'envolée). Cependant, nous signalons que nous ne pouvons affirmer que les estimations de la prise ou de la population reproductive sont plus exactes que les estimations basées sur le taux de récupération, et que la prise requise pourrait se situer n'importe où entre 1,5 et 3,4 millions d'oiseaux basée sur nos connaissances actuelles.

## 5. Discussion

Nous sommes d'accord avec Rockwell et coll. (1997) qu'un modèle matriciel déterministe basé sur des étapes peut être un outil utile pour la modélisation démographique des populations d'animaux, y compris les Oies des neiges. Cependant, comme l'ont montré Francis et coll. (1992a), il y a eu des changements à long terme du taux de survie des oies adultes et immatures ainsi que de grandes fluctuations annuelles de la productivité et de la survie des oisillons. Dans ces circonstances, la répartition stable de l'âge supposée dans les analyses standard des modèles matriciels ne sera pas atteinte (Caswell, 1989), et l'utilisation des valeurs moyennes des paramètres démographiques, notamment le taux de survie, peut être d'utilité limitée pour la modélisation des populations. Bien qu'il soit toujours possible d'utiliser des modèles matriciels des populations, leurs prévisions seront exactes seulement si les paramètres des modèles comprennent la répartition actuelle de l'âge de la population et les valeurs actuelles des paramètres démographiques. De plus, la capacité du modèle à prévoir au-delà du futur immédiat dépendra du degré auquel il modélise les changements dans ces paramètres démographiques et la précision avec laquelle ils peuvent être estimés. Comme le démontre clairement la figure 4, l'augmentation relative des prises nécessaires pour atteindre les objectifs de gestion est très sensible aux estimations des taux de survie et de prise des adultes.

Dans le présent mémoire, nous nous sommes concentrés sur l'estimation de ces deux paramètres démographiques. Nous avons accepté, pour le moment, les hypothèses du Modèle original concernant la plupart des paramètres tels que la reproduction selon l'âge, mais nous avons montré que les valeurs utilisées par Rockwell et coll. (1997) pour les taux de survie et d'abattage n'étaient pas appropriées pour la période du milieu à la fin des années 1990. Nous prévoyons que la prise doit être accrue de 1,5 à 3 fois plus qu'on ne l'avait estimé dans le Modèle original pour atteindre les réductions requises du taux de survie des adultes.

Les estimations précédentes (comme celles présentées dans le Modèle original) ont été calculées en termes d'une prise accrue des adultes, mais elles sont exprimées en termes d'augmentations de la prise totale, en supposant aucun changement à long terme des ratios d'âge dans la prise. Étant donné que la valeur reproductive des jeunes oiseaux est beaucoup moins élevée que celle des adultes, la prise accrue de jeunes oiseaux aura un effet proportionnellement beaucoup plus petit sur la croissance de la population (E. G.

Cooch, J. D. Lebreton et F. Cooke, données inédites), mais aura tout de même un effet. Utilisant un modèle élaboré par Francis (le présent ouvrage), nous avons estimé qu'une triple augmentation de la prise totale serait plus ou moins équivalente à une quadruple augmentation de la prise d'adultes sans aucun changement dans la prise des oiseaux immatures (C. M. Francis, données inédites). Considérant que le taux de prise d'oies immatures a aussi diminué dans le temps (comme l'indiquent les tableaux de récupération; tableau 2), une augmentation de leurs prises est probablement requise pour atteindre les hypothèses du Modèle original. On pourrait déterminer, en réexaminant toutes les hypothèses du Modèle original, si la prise d'oies immatures doit plus ou moins être augmentée par rapport à la prise d'adultes, mais ceci dépasse la portée du présent mémoire.

Il vaut la peine de remarquer que s'il était possible d'augmenter la proportion d'adultes dans la prise en choisissant d'abattre sélectivement les adultes ou en chassant dans des régions ou à des moments où les adultes sont plus vulnérables, cela réduirait le montant de l'augmentation requise de la prise totale. Par ailleurs, si l'augmentation de la prise globale produisait une proportion plus élevée d'oiseaux immatures abattus, alors une augmentation encore plus grande de la prise totale serait requise pour atteindre les cibles souhaitées du taux de croissance.

Bien que nous nous soyons concentrés sur les conséquences de l'utilisation de valeurs inappropriées des estimations des taux de survie et de récupération, il est nécessaire de revoir d'autres hypothèses du Modèle original. Nous nous limiterons dans ce cas à décrire certaines des variations possibles aux hypothèses qui doivent être envisagées. S'il faut prendre des initiatives de gestion sur la base de ces modèles, nous sommes d'avis qu'il faudrait accorder la priorité à l'élaboration de nouveaux modèles afin de mettre à l'essai les effets de la modification de ces hypothèses.

Une des hypothèses les plus importantes était que  $\lambda$  était stable dans le temps et que 1,05 était une estimation exacte de  $\lambda$ . Rockwell et coll. (1997) ont élaboré une matrice basée sur les meilleures estimations disponibles de paramètres individuels et ils ont constaté que le taux estimé de croissance était plus élevé que celui indiqué par les mesures des changements de la taille globale de la population. Ils ont ensuite maintenu, étant donné que certains des paramètres du modèle n'étaient pas bien mesurés (p. ex., la proportion des femelles adultes qui se reproduisent tous les ans), qu'il était approprié d'ajuster certains des autres paramètres afin de se conformer au  $\lambda$  observé. Nous sommes d'accord que des paramètres mal mesurés devraient être ajustés pour se conformer à ceux qui ont été mesurés avec plus de précision.

Malheureusement, il existe une certaine incertitude au sujet du taux de croissance de la population au cours de la période en question. L'estimation de 1,05 rapportée par Rockwell et coll. (1997) a été incorrectement calculée à partir des enquêtes du milieu de l'hiver en utilisant une régression linéaire simple de l'abondance par rapport à l'année pour la période de 1970–1994. Une analyse plus appropriée des enquêtes du milieu de l'hiver, utilisant le logarithme de l'abondance par rapport à l'année, donne  $\lambda = 1,03$  pour la période 1970–1997 ou  $\lambda = 1,04$  pour la période 1961–1997 (figure 2). En supposant un taux de croissance constant, une prise constante et des distributions asymptotiques de l'âge,  $\lambda$  peut aussi être calculé à partir des changements du taux de récupération. En vertu de ces

hypothèses, la taille de la population à tout moment  $t$  donné est calculée comme suit :

$$N_t = N_0 \lambda^t$$

et le taux de récupération à tout moment  $t$  donné est :

$$f_t = f_0 \lambda^{-t}$$

Sur la base des estimations du taux de récupération de la BLP ou du CHM (Francis et coll., 1992a),  $\lambda$  était 1,06, qui est plus élevé que les estimations dérivées des dénombrements d'hiver. En tenant compte de la légère augmentation des prises entre 1970 et 1995 (tableau 1), 1,05 peut être cohérent avec ces estimations.

Le paramètre  $\lambda$  peut aussi être estimé à partir des dénombrements effectués dans les aires de nidification. La plupart des colonies du centre et de l'est de l'Arctique canadien ont été dénombrées par photographies aériennes, combinées avec certains dénombrements sur le terrain, en 1973 (Kerbes, 1975) et de nouveau en 1997–1998 (Alisauskas et coll., 1998; R. H. Kerbes, comm. pers., figure 3). En interpolant les estimations des colonies qui ont été dénombrées au cours d'autres années, la population totale du centre du continent est passée d'environ 1,1 à 4,19 millions d'adultes reproducteurs, ce qui correspond à  $\lambda = 1,057$ . Certaines colonies, par exemple celle du GQM, ont augmenté beaucoup plus rapidement (Alisauskas et coll., 1998), mais cela peut être en partie attribuable à l'immigration des autres colonies, qui, elles, ont été en baisse. Ce  $\lambda$  est semblable à l'estimation calculée à partir de l'analyse du taux de récupération et considérablement plus élevée que l'estimation tirée des dénombrements d'hiver. Sur une période de 25 ans, un taux de croissance de 1,057 correspond à une augmentation de quatre fois, alors qu'un taux de croissance de 1,031 représente seulement une augmentation de 2,1 fois.

Même si la valeur moyenne de  $\lambda$  a été près de 1,05 au cours de la période d'étude, il y a des raisons de croire que  $\lambda$  a pu changer au fil des ans, à cause de l'augmentation du taux de survie. Si cela n'a pas été compensé par des réductions dans les autres paramètres démographiques, alors  $\lambda$  a dû lui aussi augmenter. Si  $\lambda$  était réellement plus élevé que 1,05 en 1994, alors le Modèle original a pu sous-estimer le degré auquel le taux de survie doit être réduit pour provoquer une diminution de la population. Comme nous l'avons noté ci-dessus (Section 4.3), le Modèle original indique que  $s_a = 0,795$  serait suffisant pour réduire  $\lambda$  à 0,95, alors que les données empiriques de la BLP indiquent que la survie des adultes était environ égale à cette valeur de 1970 à 1978 (Francis et coll., 1992a), une période pendant laquelle la population augmentait rapidement. Cette divergence pourrait être attribuable à l'utilisation de paramètres de fécondité inappropriés à cause d'hypothèses inexactes au sujet de  $\lambda$  et si  $\lambda$  changeait dans le temps.

Il faudrait aussi envisager la question de processus possibles dépendant de la densité. Les paramètres utilisés dans le Modèle original ont été calculés à partir d'une colonie qui avait connu une forte réduction dans ses résultats reproductifs et dans son taux de survie des oiseaux immatures entre le début de la décennie 1970 et la fin des années 1980. Le Modèle original supposait que le résultat reproductif était constant dans le temps et que les Oies des

neiges, lorsqu'on envisage globalement la population du centre du continent, ont évité des réductions provoquées par la densité dans les résultats de la reproduction en se déplaçant vers de nouvelles aires de nidification lorsque les conditions se détérioraient à un endroit particulier. En fait, les analyses des ratios d'âge dans les données des prises à long terme ne donnent aucune indication des réductions à long terme de la productivité (C. M. Francis, données inédites). Cependant, certaines des valeurs du Modèle original ont été basées sur les valeurs moyennes de 1973 à 1984. Rockwell et coll. (1997: 83) affirment que pendant cette période, « la végétation à la baie La Pérouse dépassait le seuil d'une alimentation adéquate et de la croissance des oisons », mais cela n'est pas cohérent avec les observations indiquant que les taux de croissance (Cooch et coll., 1991) et de survie (Francis et coll., 1992a) des oies immatures avaient déjà énormément diminué dès 1978. Sans revoir toutes les hypothèses du Modèle original, il n'est pas clair comment cela pourrait influencer les conclusions.

Si les effets de la densité provoquaient des changements de la densité du taux  $E$  de mortalité non attribuable à la chasse, cela modifierait aussi la conclusion. La mortalité accrue d'Oies des neiges immatures non attribuable à la chasse a été démontrée à la BLP, apparemment en résultat de la détérioration des conditions d'alimentation de la colonie nidificatrice (Francis et coll., 1992a). Bien que certaines oies, surtout les jeunes, puissent éviter cet effet en se rendant dans d'autres aires de nidification, plusieurs adultes matures continuent à retourner aux mêmes aires de nidification malgré la détérioration de l'environnement (Cooch et coll., 1993; Ganter et Cooke, 1998). Par conséquent, la détérioration à la hausse de l'habitat des colonies reproductives aura probablement un certain effet négatif sur la croissance de la population. Il est aussi concevable que cela pourrait faire augmenter la mortalité des adultes non attribuable à la chasse, bien qu'aucune donnée ne soit disponible pour vérifier cette hypothèse. Si tel est le cas, une augmentation plus limitée des prises peut être suffisante pour réduire le taux de survie à des valeurs nécessaires pour limiter la population. Par contre, si  $E$  augmentait en conséquence de n'importe quel type d'effets compensatoires, alors de plus fortes augmentations des prises pourraient être requises, parce qu'au moins une partie de la prise accrue pourrait être compensée par des réductions d'autres formes de mortalité. Malheureusement, nos estimations de  $E$  dépendent de l'hypothèse que la mortalité a été additive, donc nous ne pouvons vérifier directement cette hypothèse.

La vérification ultime de tout modèle passera par la mesure des changements du taux de croissance de la population si les prises sont accrues. Il est évident qu'il sera nécessaire d'exercer une surveillance étroite afin de mesurer tout changement de ces paramètres démographiques, y compris la taille de la population, le taux de croissance, le taux de survie et le taux de prise. Une telle surveillance entraînera bien sûr des coûts considérables et des problèmes de logistique. La surveillance du taux de survie nécessite le baguage continu d'un grand nombre d'oiseaux au même site pendant plusieurs années, préférablement des sites qui ont été antérieurement beaucoup utilisés. Malheureusement, avec le très faible taux de récupération actuel, même le baguage de plusieurs milliers d'oiseaux par an pourrait fournir des estimations de survie insuffisamment précises pour mesurer les changements prévus du taux de survie. Par exemple, même le



baguage d'environ 5 000 oies au GQM entre 1989 et 1996 (excluant les oiseaux ayant un collier, dont les taux de récupération et probablement aussi de survie diffèrent), la limite de confiance à 95 % de la moyenne de survie des adultes pour les sexes combinés variait de 0,84 à 1 (tableau 3). Ceux-ci couvrent une grande fourchette du taux de croissance de la population. Le taux de récupération accru attribuable à la prise plus importante, l'introduction récente de numéros de téléphone sans frais pour rapporter les bagues et les efforts pour encourager la production de rapports sur les bagues devraient améliorer la précision. Parallèlement, certaines de ces mesures signifient que le taux de récupération ne peut plus être interprété comme un indice du taux de prise, du moins aussi longtemps que de nouvelles estimations du taux de production de rapports sont disponibles. Ainsi, il sera aussi essentiel d'instaurer une étude des bagues-récompenses des Oies des neiges du centre du continent afin de mesurer le nouveau taux de présentation de rapports lorsque les effets des efforts d'augmentation du taux de rapports se seront stabilisés.

## 6. Conséquences sur la gestion

Tout modèle mathématique de la croissance de la population d'animaux sauvages comporte nécessairement une simplification de la réalité ainsi qu'une gamme d'hypothèses. Si ces hypothèses sont choisies de manière appropriée et que les composants essentiels du système sont adéquatement représentés, le modèle peut alors produire des prévisions utiles entourant les conséquences de différentes options de gestion. Bien que les différences entre nos hypothèses et celles du Modèle original semblent être bien limitées, les changements des prévisions sont très importants.

Une importante recommandation du Groupe de travail sur l'habitat des oies de l'Arctique du Projet conjoint sur les oies de l'Arctique était de réduire le taux de croissance de la population à un niveau annuel se situant entre 0,85 et 0,95 en augmentant les prises de deux à trois fois le niveau moyen des prises à ce moment-là (Batt, 1997 : 118-119). Cependant, en utilisant des hypothèses révisées, qui sont appuyées par les analyses des données récentes, nous estimons qu'une augmentation de 3 à 7,3 fois par rapport aux prises à cette époque auraient été requises en 1994. Malgré une augmentation de près de 1,8 fois la prise estimée de 1997 par rapport aux valeurs moyennes préalables, nous estimons qu'une autre augmentation de 2,1 à 4,7 fois serait requise en 1999 pour réduire adéquatement la population. En ce qui concerne la population du centre du continent, cela correspond à une prise totale, suivant la mesure des enquêtes de prises, de 1,5 à 3,4 millions d'oies.

Nous soulignons l'incertitude de ces estimations. Si la valeur réelle requise est près de l'estimation la plus élevée, l'atteinte de la valeur inférieure serait probablement insuffisante pour mettre fin à la croissance de la population. Par contre, si la vraie valeur est près de la limite inférieure, alors la prise à la limite supérieure mènerait à un déclin beaucoup plus rapide que voulu de la population. Nous voulons aussi mettre en garde qu'il est probable qu'il y ait une variation entre les colonies décrites par les taux actuels de prise et de croissance. Par exemple, le taux de récupération estimé du GQM était inférieur à celui de la BLP, indiquant que les oies du GQM peuvent être l'objet d'un taux de prise inférieur à la moyenne. D'autres colonies peuvent être l'objet d'un taux de

prise plus élevé. Selon la répartition de la prise accrue, certaines colonies pourraient être affectées de manière disproportionnée par les changements des prises et pourraient décliner beaucoup plus rapidement que d'autres. Finalement, nous remarquons que nous avons examiné l'incertitude dans seulement certains des paramètres du modèle. Il existe un besoin urgent de réexaminer toutes les hypothèses du Modèle original et d'effectuer un nouvel exercice de modélisation, utilisant des modèles stochastiques plutôt que déterministes (Nations et Boyce, 1996), pour obtenir les meilleures estimations possible des effets des différentes interventions de gestion sur les colonies.

Même lorsqu'on examine la limite inférieure de nos estimations, les gestionnaires doivent déterminer si les mesures prévues seront suffisantes pour atteindre les changements requis des prises. Sinon, la réduction réussie de la population pourrait nécessiter d'autres mesures de contrôle. Des efforts pour réduire la productivité ont été suggérés, bien que Rockwell et coll. (1997) ont montré que des changements proportionnellement beaucoup plus grands sont requis dans la productivité que dans les paramètres de survie. Toute option de rechange devrait encore une fois être modélisée avant sa mise en œuvre. Si les interventions de gestion sont incapables de réduire le taux  $\lambda$  de croissance de la population à moins de 1, la population va continuer à augmenter jusqu'à ce qu'elle soit limitée par des facteurs externes tels que la disponibilité réduite d'aliments dans les aires d'escale et d'hivernage, la perte d'habitat dans les aires de reproduction ou par des poussées de maladies à grande échelle.

Quelles que soient les mesures adoptées, la surveillance continue de la taille totale de la population et des paramètres démographiques est essentielle afin de déterminer l'efficacité de ces mesures. La surveillance devrait comprendre des études détaillées à plusieurs colonies de nidification afin de déterminer si une colonie ou l'autre est affectée de façon disproportionnée. Toute surveillance de ce genre devrait être précédée par une modélisation appropriée et des analyses de puissance afin de déterminer le niveau de précision selon lequel les divers paramètres peuvent être mesurés pour assurer l'allocation optimale des ressources entre les différents programmes de surveillance.

## 7. Remerciements

Nous aimerions remercier Robert Rockwell, Ken Abraham, Gilles Gauthier, Rudi Drent, Dave Duncan, Bruce Batt, Gerry McKeating, Barbara Ganter, Bart Ebbsing, Bob Jefferies et Stuart Slattery qui ont stimulé les discussions entourant ce sujet. Nous voulons tout particulièrement remercier Dave Ankney pour avoir aidé à signaler la question du « trop grand nombre d'oies » et pour son examen très utile d'une version préalable du présent mémoire. Nous remercions aussi plusieurs personnes qui nous ont fourni des séries de données utilisées dans le présent mémoire : Lucie Métras, Louise Laurin, et B. H. Powell pour les données de baguage et de récupération; Hélène Lévesque pour les données sur les prises canadiennes; Paul Padding, Sheri Williams et Dave Sharp pour les données des prises aux États-Unis; Dave Sharp et Kathy Dickson pour les données sur les enquêtes d'hiver; et Dick Kerbes pour les données sur les enquêtes sur la reproduction. Nous remercions aussi les nombreuses personnes qui ont aidé à recueillir les données sur le baguage et la récupération qui ont formé la base des



présentes analyses. Études d'oiseaux Canada a en partie appuyé la préparation du manuscrit. Hugh Boyd et Peter Blancher ont aidé à la publication du manuscrit.

## Ouvrages cités

- Abraham, K. F. et R. L. Jefferies. 1997. High goose populations: causes, impacts and implications. Pages 7–63 in B. D. J. Batt (éd.), Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Publication spéciale du Projet conjoint sur les oies de l'Arctique, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, et le Service canadien de la faune, Ottawa.
- Alisauskas, R. T. 1998. Nutritional ecology and population biology of Ross's Geese. Rapport d'étape inédit, Service canadien de la faune, Saskatoon (Saskatchewan). 27 p.
- Alisauskas, R. T., C. D. Ankney et E. E. Klaas. 1988. Winter diets and nutrition of mid-continental Lesser Snow Geese. J. Wildl. Manage. 52 : 403–414.
- Alisauskas, R. T., S. M. Slattery, D. K. Kellett, D. Stern et K. D. Warner. 1998. Dynamics of Ross's and Snow goose colonies in Queen Maud Gulf Bird Sanctuary, 1966–1998. Rapport d'étape inédit, Service canadien de la faune, Saskatoon, (Saskatchewan). 25 p.
- Ankney, C. D. 1996. An embarrassment of riches: too many geese. J. Wildl. Manage. 60 : 217–223.
- Bateman, H. A., T. Joannen et C. D. Stutzenbaker. 1988. History and status of midcontinent Snow Geese on their Gulf Coast winter range. Pages 495–515 in M. W. Weller (éd.), Waterfowl in winter. University of Minnesota Press, Minneapolis (Minnesota).
- Batt, B. D. J. (éd.). 1997. Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Publication spéciale du Projet conjoint sur les oies de l'Arctique, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, et Service canadien de la faune, Ottawa.
- Boyd, H. 1977. Waterfowl hunting by Native people in Canada: the case of James Bay and northern Québec. Pages 463–473 in T. J. Peterle (éd.), Proceedings of the XIII International Congress of Game Biologists, Atlanta (Géorgie). Wildlife Society of Wildlife Management Institute, Washington.
- Brownie, C., D. R. Anderson, K. P. Burnham et D. S. Robson. 1985. Statistical inference from band recovery data – a handbook. 2<sup>e</sup> édition. U.S. Fish Wildl. Serv. Resour. Publ. 156.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc., Sunderland (Massachusetts). 328 p.
- Cooch, E. G. et F. Cooke. 1991. Demographic changes in a Snow Goose population: biological and management implications. Pages 168–189 in C. M. Perrins, J.-D. Lebreton et G. J. M. Hirons (éd.), Bird population studies: their relevance to conservation and management. Oxford University Press, Oxford.
- Cooch, E. G., D. B. Lank, R. F. Rockwell et F. Cooke. 1991. Long-term decline in body size in a Snow Goose population: evidence of environmental degradation? J. Anim. Ecol. 60 : 483–496.
- Cooch, E. G., R. L. Jefferies, R. F. Rockwell et F. Cooke. 1993. Environmental change and the cost of philopatry: an example in the Lesser Snow Goose. Oecologia 93 : 128–138.
- Cooch, F. G., S. Wendt, G. E. J. Smith et G. Butler. 1978. The Canadian Migratory Game Bird Hunting Permit and associated surveys. Pages 8–29 in H. Boyd et G. H. Finney (éd.), Migratory game bird hunters and hunting in Canada. Can. Wildl. Serv. Rep. Ser. 43. 125 pp.
- Ebbinge, B. S., H. T. van der Meulen et J. J. Smit. 1984. Changes in winter distribution and population size of Pink-footed Geese breeding in Svalbard. Nor. Polarinst. Skr. 181 : 11–17.
- Francis, C. M. et F. Cooke. 1992a. Migration routes and recovery rates of Lesser Snow Geese from southwestern Hudson Bay. J. Wildl. Manage. 56 : 279–286.
- Francis, C. M. et F. Cooke. 1992b. Sexual differences in survival and recovery rates of Lesser Snow Geese. J. Wildl. Manage. 56 : 287–296.
- Francis, C. M., M. H. Richards, F. Cooke et R. F. Rockwell. 1992a. Long-term changes in survival rates of Lesser Snow Geese. Ecology 73 : 1346–1362.
- Francis, C. M., M. H. Richards, F. Cooke et R. F. Rockwell. 1992b. Changes in survival rates of Lesser Snow Geese with age and breeding status. Auk 109 : 731–747.
- Ganter, B. et F. Cooke. 1998. Colonial nesters in a deteriorating habitat: Site fidelity and colony dynamics of Lesser Snow Geese. Auk 115 : 642–652.
- Geissler, P. H. 1990. Estimation of confidence intervals for federal waterfowl harvest surveys. J. Wildl. Manage. 54 : 201–205.
- Kerbes, R. H. 1975. The nesting population of Lesser Snow Geese in the eastern Canadian Arctic – a photographic inventory of June 1973. Can. Wildl. Serv. Rep. Ser. 35.
- Kerbes, R. H. 1994. Colonies and numbers of Ross' Geese and Lesser Snow Geese in the Queen Maud Gulf Migratory Bird Sanctuary. Can. Wildl. Serv. Occas. Pap. No. 81.
- Madsen, J. 1991. Geese of the western Palearctic: present status and challenges for research and management during the '90s. Trans. N. Am. Wildl. Nat. Resour. Conf. 56 : 453–461.
- Madsen, J., A. Reed et A. Andreev. 1996. Status and trends of geese (Anser spp., Branta spp.) in the world: a review, updating and evaluation. Gibier Faune Sauvage, Game Wildl. 13 : 337–353.
- Martinson, R. K. et J. A. McCann. 1966. Proportion of recovered goose and Brant bands that are reported. J. Wildl. Manage. 30 : 856–858.
- Nations, C. S. et M. S. Boyce. 1996. Stochastic demography for conservation biology. Pages 451–470 in S. Tuljapurkar et H. Caswell (éd.), Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems. Chapman and Hall, New York (N.Y.).
- Nichols, J. D., R. J. Blohm, R. E. Reynolds, R. E. Trost, J. E. Hines et J. P. Bladen. 1991. Band reporting rates for mallards with reward bands of different dollar values. J. Wildl. Manage. 55 : 119–126.
- Owen, M. 1984. Dynamics and age structure of an increasing goose population – the Svalbard Barnacle Goose *Branta leucopsis*. Nor. Polarinst. Skr. 181 : 37–47.
- Prevett, J. P., H. G. Lumsden et F. C. Johnson. 1983. Waterfowl kill by Cree hunters of the Hudson Bay Lowland, Ontario. Arctic 36 : 185–192.
- Reed, A., P. Dupuis et G. E. J. Smith. 1987. A survey of Lesser Snow Geese on Southampton and Baffin islands, NWT, 1979. Can. Wildl. Serv. Occas. Pap. No. 61. 24 p.
- Rockwell, R. F., E. G. Cooch, C. B. Thompson et F. Cooke. 1993. Age and reproductive success in female Lesser Snow Geese: experience, senescence, and the cost of philopatry. J. Anim. Ecol. 62 : 323–333.
- Rockwell, R. F., E. G. Cooch et S. Brault. 1997. Dynamics of the mid-continent population of Lesser Snow Geese: projected impacts of reductions in survival and fertility on population growth rates. Pages 73–100 in B. D. J. Batt (éd.), Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Publication spéciale du Projet conjoint sur les oies de l'Arctique, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, et le Service canadien de la faune, Ottawa.
- Rusch, D. et D. Caswell. 1997. Evaluation of the Arctic Goose Management Initiative. Pages 115–117 in B. D. J. Batt (éd.), Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Publication spéciale du Projet conjoint sur les oies de l'Arctique, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, et Service canadien de la faune, Ottawa.
- Sharp, D. E. et T. J. Moser. 1998. Central Flyway harvest and population survey data book. U.S. Fish and Wildlife Service, Denver (Colorado).

- U.S. Fish and Wildlife Service. 1997.** Productivity survey of geese, swans and Brant wintering in North America 1997. Office of Migratory Bird Management, U.S. Department of the Interior, Arlington (Virginie). 79 p.
- White, G. C. 1983.** Numerical estimation of survival rates from band-recovery and biotelemetry data. *J. Wildl. Manage.* 47 : 716-728.

## Annexe 1

Dénombrements estimés annuels de l'enquête du milieu de l'hiver et total des prises d'Oies des neiges au Mississippi et dans les voies migratoires du Centre ainsi que dans les provinces canadiennes de l'Ontario, du Manitoba et de la Saskatchewan à partir de 1970 et par la suite<sup>a</sup>

Année	Nombre d'Oies des neiges (milliers)				
	Enquête du milieu de l'hiver		Estimations des prises		
	Centre	Mississippi	Centre	Mississippi	Canada
1970-1971	412,4	654,9	314,3	258,4	-
1971-1972	394,5	937,3	180,7	159,7	-
1972-1973	493,0	532,3	151,1	109,2	-
1973-1974	657,4	532,3	254,8	153,0	-
1974-1975	655,4	441,5	241,3	173,2	-
1975-1976	870,8	691,6	350,1	167,6	80,1
1976-1977	579,0	571,3	256,5	102,3	63,7
1977-1978	1172,9	794,1	306,3	126,8	52,0
1978-1979	772,5	513,0	189,0	133,9	57,6
1979-1980	793,5	594,2	338,4	165,6	122,7
1980-1981	901,7	504,6	251,8	144,4	116,9
1981-1982	925,7	868,3	269,9	110,8	110,0
1982-1983	923,4	832,1	241,7	124,4	107,6
1983-1984	905,5	588,9	245,7	187,2	117,8
1984-1985	980,4	992,7	292,8	101,5	109,6
1985-1986	837,6	611,7	216,9	99,0	140,9
1986-1987	900,5	1013,3	149,9	69,7	84,1
1987-1988	735,9	1014,6	182,6	56,5	100,0
1988-1989	598,1	1358,0	250,8	51,4	98,3
1989-1990	661,3	1063,0	286,3	97,3	125,7
1990-1991	799,9	1335,9	211,8	92,8	89,3
1991-1992	908,4	1113,5	250,0	110,7	91,2
1992-1993	896,0	848,2	149,5	60,2	48,1
1993-1994	1015,2	1185,6	270,2	71,7	73,2
1994-1995	1203,4	1521,7	270,5	99,0	85,1
1995-1996	835,6	1562,6	332,0	191,3	94,2
1996-1997	1208,6	1642,3	299,2	231,1	81,7
1997-1998	1058,7	1918,5	349,0	239,0	132,8

<sup>a</sup> Les données de l'enquête du milieu de l'hiver et des prises aux É.-U. sont tirées de Sharp et Moser (1998); les données des prises canadiennes sont tirées de fichiers informatisés fournis par Hélène Lévesque du Service canadien de la faune.

## Annexe 2

Effets des bandes de couleur sur le taux de production de rapports sur les bagues et sur le taux de récupération

La plupart des oies à la BLP ont été baguées avec des bagues de patte supplémentaires colorées à codes alphanumériques. On suppose souvent que ces bagues font augmenter le taux de production de rapports, mais nous utilisons dans ce cas une méthode indirecte pour montrer que le taux moyen de production de rapports sur ces oies est comparable à celui des autres espèces de sauvagine, et nous montrons aussi que le taux de production de rapports sur les oies baguées à la BLP, avec ou sans bande de couleur, était semblable.

Le taux de production de rapports supposé dans le Modèle original était de 0,38, dérivé des études sur le taux de production de rapports sur le Canard colvert *Anas platyrhynchos* (Nichols et coll., 1991). Cette valeur est semblable à celle rapportée par Martinson et McCann (1966) pour la Bernache du Canada *Branta canadensis*. Bien qu'il n'y ait aucune mesure directe du taux de production de rapports disponible pour les Oies des neiges, les analyses de la relation entre les taux de récupération et de survie fournissent une indication indépendante que cette valeur était raisonnable pour les oies baguées à la BLP. Francis et coll. (1992a) ont utilisé un modèle ultrastructurel afin d'estimer la relation entre le taux de survie pour l'année  $i$  ( $s_i$ ) et le taux de récupération pour la même année ( $f_i$ ) puisque  $s_i = 0,92 - 2,9 f_i$ . Si nous supposons que le taux de mortalité non attribuable à la chasse n'est pas touché par la mortalité attribuable à la chasse (additivité complète), alors cette équation peut être reformulée comme  $s_i = s_0 (1 - b f_i)$ , où  $s_0 = 0,92$  représente le taux de survie dans l'absence de la chasse et  $b = 2,9/0,92 = 3,1$ . Cela laisse entendre que chaque oiseau rapporté représente 3,1 oiseaux tués, ce qui fait que la correction du taux d'abattage par rapport au taux de récupération est  $(3,1)^{-1} = 0,32$ . Cette correction incorpore à la fois le taux de récupération (la proportion des oiseaux tués qui sont récupérés) et le taux de production de rapports. Si nous revenons à l'hypothèse du Modèle original d'un taux de production de rapports de 0,38 et d'un taux de récupération de 0,8, alors la conversion correspondante du taux d'abattage au taux de récupération est  $0,8 \times 0,38 = 0,30$ . La similitude entre ces deux valeurs, malgré leur calcul provenant de sources indépendantes, indique qu'elles peuvent être près de la valeur moyenne réelle pour la BLP.

Pour vérifier si les bandes de couleur affectaient directement le taux de récupération, nous avons analysé les données de la BLP de 1988 à 1993, alors que certaines oies recevaient des bandes de couleur et des bagues de patte standard, et d'autres recevaient seulement les bagues de patte standard. Celles-ci n'étaient pas désignées de façon aléatoire selon le sexe (les femelles avaient beaucoup plus tendance à recevoir les bandes de couleur que les mâles); cependant, Francis et Cooke (1992b) ont montré que, bien que le taux de récupération dans les années après le baguage ait différé selon le sexe, attribuable à l'émigration des mâles, il n'y avait aucune différence entre les sexes dans le taux direct de récupération. De cette manière, nous pourrions regrouper les sexes pour l'analyse de différents taux directs de récupération. Nous avons comparé le taux direct de récupération par rapport à la présence ou à l'absence de bandes de couleur année par année en utilisant des analyses composites Z-test (décrites dans Brownie et coll., 1985). Les analyses séparées par année étaient nécessaires étant donné que le taux de récupération variait d'une année à l'autre, comme variaient d'ailleurs les nombres d'oiseaux ayant ou non des bandes de couleur. Il n'y a aucune indication que les bandes de couleur affectaient le taux de production des rapports (tableau A-1). De cette manière, nous concluons que, du moins sur la base des données de la BLP au cours de cette période, les bandes de couleur n'ont mené à aucune augmentation du taux de production de rapports.

**Tableau A-1**

Comparaison du taux de récupération directe entre les Oies des neiges baguées avec des bandes de couleur supplémentaires et sans bande de couleur, baie La Pérouse (Manitoba)<sup>a</sup>

Âge	Année	Sans bandes de couleur			Bandes de couleur			Z <sup>b</sup>
		Nombre de baguées	Nombre de récupérées	Taux (%)	Nombre de récupérées	Nombre de récupérées	Taux (%)	
Adulte	1988	606	13	2,15	1 551	23	1,48	1,08
	1992	913	7	0,77	2 377	33	1,39	-1,46
	1993	1 199	16	1,33	1 198	13	1,09	0,56
	Moyenne			1,42			1,32	0,10
Jeune	1988	1 292	27	2,09	1 383	28	2,02	0,12
	1989	386	4	1,04	462	2	0,43	1,04
	1990	431	10	2,32	417	6	1,44	0,94
	1991	1 190	33	2,77	1 191	41	3,44	-0,94
	1992	368	8	2,17	406	13	3,20	-0,88
	1993	2 189	76	3,47	1 213	29	2,39	1,75
	Moyenne			2,31			2,16	0,82

<sup>a</sup> Comprend seulement les années de >100 d'une classe de chaque catégorie.

<sup>b</sup> Les valeurs positives indiquent que le taux de récupération est plus élevé pour les oiseaux sans bande de couleur, les valeurs négatives indiquent le contraire. Aucune des différences n'est significative.



# L'Oie des neiges : peut-on rembourser le prêt hypothécaire?

R.F. Rockwell<sup>a</sup> et C.D. Ankney<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Département d'ornithologie, American Museum of Natural History, New York (N.Y.) 10024, É.-U.

<sup>b</sup> Département de zoologie, Université Western Ontario, London (Ontario), Canada N6A 5B7

Nous sommes heureux que le professeur Cooke et ses collègues (Cooke et coll., le présent ouvrage) se soient concentrés sur une augmentation des prises de spécimens adultes comme la meilleure façon de réduire le nombre de Petites Oies des neiges *Anser caerulescens caerulescens* (ci-après nommées Oies des neiges), comme l'ont proposé Rockwell et coll. (1997). Ainsi, ce qui reste à déterminer, c'est la quantité d'Oies des neiges adultes qui doivent être prises chaque année pour atteindre l'objectif de prévenir une destruction plus considérable des écosystèmes de l'Arctique. Dans le présent article, nous démontrerons que Cooke et coll. (le présent ouvrage), malgré un usage digne de mention des données actuelles, dont certaines n'étaient pas disponibles pour Rockwell et coll. (1997), ont produit des estimations de prises requises qui, en termes absolus, sont plus erronées (trop élevées) que celles de Rockwell et coll. (1997) (trop basses). D'abord nous soulignerons comment plusieurs de leurs hypothèses ont compromis l'exactitude et la validité de leurs estimations. Puisque notre objectif est d'aider à trouver la solution à un problème actuel, nous limiterons nos commentaires à leurs estimations courantes plutôt qu'à leurs estimations passées. Ensuite, nous allons démontrer qu'une approche plus simple de la poursuite de l'objectif de réduction de la population d'Oies des neiges du centre du continent à son niveau cible d'ici 2005 consiste à procéder à une chasse annuelle constante. En terminant, nous donnerons notre meilleure estimation subjective de cette chasse.

Rockwell et coll. (1997) ont démontré que la survie de l'adulte ( $s_a$ ) a la plus grande incidence sur le taux de croissance de la population d'Oies des neiges. Une analyse subséquente de l'élasticité (R. F. Rockwell, données inédites) a démontré que c'est vrai même lorsque le modèle original est modifié de manière à incorporer la dépendance à la densité, la stochasticité environnementale, et la structure de la métapopulation. Ainsi, ce n'est pas surprenant que la survie adulte ( $s_a$ ) demeure une variable clé dans l'analyse de Cooke et coll. (le présent ouvrage). Ils estiment que cette variable s'étend actuellement de 0,89 à 0,94 et fondent leurs projections des prises sur cette variable. Bien que nous puissions accepter l'estimation la plus basse, la plus haute est beaucoup trop élevée. Une des meilleures estimations du taux de croissance de la population d'Oies des neiges du centre du continent est basée sur les recensements de Kerbes dans les colonies nidificatrices réalisés au début des années 1970 et à la fin de la décennie 1990 (R.H. Kerbes, comm. pers.), et elle suppose aucun changement systématique de la propension à nidifier

ou du succès de la nidification. Bien que nous soyons d'accord avec Cooke et coll. (le présent ouvrage) qu'il existe une certaine variation des taux de croissance de colonies précises et une certaine variation associée à une estimation globale, l'estimation ponctuelle actuelle pour l'ensemble de la population du centre du continent se situe entre 1,053 et 1,057 (R. F. Rockwell, données inédites, et Cooke et coll., le présent ouvrage), respectivement; les deux valeurs sont basées sur R.H. Kerbes (comm. pers.). La substitution de  $s_a = 0,94$  dans la matrice prévisionnelle de Rockwell et coll. (1997) en ce qui concerne la population du centre du continent (à la  $s_a = 0,88$  originale) mène à un taux de croissance estimé de  $\lambda = 1,11$ , ce qui dépasse de beaucoup l'estimation actuelle de  $\lambda \approx 1,05$ . Bien sûr, il est possible que les estimations de la réussite de la reproduction et/ou de la survie juvénile dans cette matrice originale aient été trop élevées pour le moment; peut-être ont-elles décliné durant la période où la survie adulte a (prétendument) augmenté à 0,94, réduisant ainsi le taux de croissance de la population d'une manière compensatoire. Toutefois, devant la faible élasticité de ces variables, un tel déclin aurait dû être très marqué. Nous avons examiné ceci plus à fond et avons découvert qu'une réduction de 42 % dans une variable ou l'autre (à 58 % de sa valeur originale) ou une réduction de 24 % dans les deux cas nécessiterait une compensation pour l'augmentation de 7 % de la survie adulte de 0,88 à 0,94. Nous sommes d'avis qu'une telle augmentation est irréaliste, particulièrement devant des analyses inédites (citées par Cooke et coll., le présent ouvrage, section 3.2.3) voulant que les rapports immatures-adultes et la fécondité de la population du centre du continent n'aient pas changé au fil du temps. Nous arrivons à la conclusion que leur estimation de 0,94 en ce qui concerne la survie adulte est biologiquement irréaliste et que les projections de prises qui en sont tirées ne sont pas significatives. (Aucun doute à ce sujet, l'Oie des neiges fait partie des survivants, ce qui n'est le cas ni perroquet ni de l'albatros!)

Un des objectifs précis du Groupe de travail sur l'habitat des oies de l'Arctique était « de réduire le taux de croissance de la population à un certain niveau durable  $\lambda < 1$  » (Rockwell et coll., 1997 : 99) et de surveiller la taille de population résultante et son incidence permanente sur l'écosystème de l'Arctique. Pour fournir aux gestionnaires une certaine flexibilité, ces scénarios ont été élaborés pour les réductions de la survie adulte ce qui a mené à des taux de croissance de population de  $\lambda = 0,85$  et  $\lambda = 0,95$ . Cooke et

coll. (le présent ouvrage) sont d'avis qu'il peut être prudent d'utiliser la survie adulte estimée associée à  $\lambda = 0,85$  « pour que le taux réalisé  $\lambda$  soit réellement  $< 1$  ». Ceci semble surgir de leur incertitude à savoir si la matrice de projection originale, basée principalement sur des données de la baie La Pérouse, est précise pour la population entière du centre du continent, devant l'hétérogénéité potentielle parmi les colonies nidificatrices ayant réussi à se reproduire ou à survivre ou ayant survécu aux changements de ces variables au fil des ans. Toutefois, tel qu'indiqué plus haut, leur analyse n'a trouvé aucun changement dans les rapports immatures-adultes (ou dans la fécondité) au fil des ans. Qui plus est, leur estimation la plus raisonnable de la survie adulte actuelle de 0,89 (celle qu'ils ont utilisée pour leur « meilleure » projection – section 4.4) n'est pas tellement plus élevée que la valeur originale de 0,88 et, si elle était substituée, elle mènerait à un taux de croissance de la population dans le centre du continent de  $\lambda = 1,06$ . Toutefois, étant donné qu'une telle matrice diffère de l'originale seulement pour la survie adulte, l'estimation de la survie adulte nécessaire pour atteindre  $\lambda = 0,95$  demeure la même à  $s_a = 0,795$ . Ainsi, les projections des prises fondées sur ces chiffres réduits de la survie adulte devraient mener à une population du centre du continent en déclin.

Si nous considérons la matrice comme un moyen avec des éléments qui varient stochastiquement avec le temps et que nous incorporons le taux de survie réduit chez la population adulte de  $s_a = 0,795$ , alors le taux de croissance de la population croissante stochastiquement sera réellement inférieur à  $\lambda = 0,95$ , et la population diminuera plus rapidement que de 5 % par année (taux de croissance moyen  $[\lambda]$  tel que défini par Caswell, 1989, et Tuljapurkar, 1990). Même si nous partageons l'avis qu'utiliser la survie adulte associée à un taux de croissance déterministe de  $\lambda = 0,85$  réduira la population plus rapidement, la raison pour laquelle une telle approche est plus prudente ne nous semble pas claire étant donné que l'objectif est de réduire la taille de la population de  $\lambda < 1$ . De toute évidence, l'utilisation de  $\lambda = 0,85$  comme cible de survie adulte nécessitera une chasse annuelle plus importante.

Cooke et coll. (le présent ouvrage, section 4.4) fournissent une « meilleure estimation » de 2,1 millions d'oies comme prises requises en 1999 pour réduire adéquatement la population, si l'on considère une valeur actuelle de survie de 0,89 et une valeur cible de survie de 0,72, ce qui correspond à  $\lambda = 0,85$ . Ils notent qu'il y a une incertitude associée à cette méthode et suggèrent que l'estimation réelle puisse se situer entre 1,5 et 3,4 millions d'oiseaux. Bien que nous nous réjouissons généralement de la présentation de fourchettes de prévisions, dans ce cas-ci, ces chiffres sont trompeurs. L'estimation la plus élevée présume que la survie adulte actuelle est de 0,94, mais utilise la valeur cible de survie associée à  $\lambda = 0,85$ . Tel que noté plus haut, la première est biologiquement irréaliste, et la dernière est plus extrême que nécessaire pour commencer à réduire la population. À l'aide de leur méthode, mais en la restreignant à une estimation de survie adulte plus raisonnable de 0,89 et une moyenne de leurs deux estimations de taux de récupération, nous trouvons les limites de 1,6 et de 2,5 millions d'oies, ce qui correspond à des taux de réduction de 5 % et 15 %, respectivement, au cours de la première année. Nous croyons qu'il s'agit là d'une fourchette plus significative du point de vue biologique du nombre estimé de prises étant donné l'objectif

de réduction de la population du centre du continent à un taux annuel fixe.

Pour éviter une mauvaise utilisation, il est important de souligner que l'estimation de Cooke et coll. (le présent ouvrage) de 2,1 millions d'oies représente le total des prises pour la *première année seulement* d'un programme de réduction du taux annuel déterminé. Comme l'expliquent en profondeur Rockwell et coll. (1997), parce que de tels programmes présumant que le taux de prise des chasseurs est une constante au long de la période de gestion, le nombre total d'oies abattues diminuera nécessairement chaque année à mesure que la population déclinera. Des représentants d'au moins un groupe critique des plans de gestion de l'Oie des neiges ont (par mégarde?) multiplié de telles estimations pour la première année par le nombre d'années couvertes par la période de gestion projetée pour obtenir des chiffres tout à fait dérisoires pour le total des prises et les ont ensuite utilisés dans leurs arguments contre le programme de gestion.

Bien que la méthode qui précède mènera à un déclin du nombre d'Oies des neiges, nous croyons qu'une solution plus réaliste consiste à réduire la population par un *nombre* fixe plutôt que par un *taux* fixe chaque année. C'est le même principe que celui du remboursement d'un prêt hypothécaire : qu'un montant déterminé est payé chaque mois (ou chaque année) pour rembourser le capital dans un temps déterminé à un taux d'intérêt déterminé. À remarquer que durant la première année du prêt hypothécaire, la plus grande proportion des paiements s'applique aux coûts d'intérêt et un petit montant sert à réduire le capital emprunté. Durant les années suivantes, des montants toujours plus élevés s'appliquent au capital.

Dans le cas de l'Oie des neiges du centre du continent, si nous utilisons l'estimation de la population adulte lors du vol d'automne de Cooke et coll. (le présent ouvrage) pour 1994 à 5,6 millions d'oiseaux, leur taux de croissance de 20 % pour 1994–1999 (c'est-à-dire un taux d'intérêt annuel de 3,7 % [ $\lambda = 1,037$ ]), et leur estimation de 27 % de jeunes lors du vol d'automne, alors le total projeté pour le vol d'automne de 1998 était de 8,87 millions d'oies. Il s'agit du capital, et la question devient : « À combien s'élève le paiement annuel (les prises) nécessaire pour réduire une créance hypothécaire de 8,87 millions d'Oies des neiges à une cible déterminée dans des délais déterminés à un taux d'intérêt de 3,7 % ? » Contrairement à la majorité des prêts hypothécaires où la cible est zéro, l'objectif du Groupe de travail sur l'habitat des oies de l'Arctique (Batt, 1997 : 118) était de réduire la population du centre du continent de 50 % de sa population actuelle d'ici 2005. Si on utilise l'estimation plus élevée de 1994 d'Abraham et Jefferies (1997) de 6 millions (qui était alors « actuelle »), la cible est de 3 millions, ce qui représente environ un tiers du nombre actuel. Étant donné ces estimations et les statistiques des prises les plus récentes (1997) (obligatoires depuis que le taux de croissance de la population reflète le succès de la reproduction et la mortalité, dont une certaine partie provient de la chasse), des calculs simples démontrent que les prises annuelles requises (le paiement) sont de 1,41 million.

Nous résumons un exemple de projection à l'aide de la méthode de nombre fixe au tableau 1. Le taux de croissance de la population annuelle en déclin jusqu'en 2005 reflète le passage noté plus haut, du « plus d'intérêt » dans le paiement à « plus de capital » alors que s'écoule la période

**Tableau 1**

Projections de la population de Petites Oies des neiges du centre du continent de 1998 à 2006 en utilisant une quantité totale annuelle de prises fixe et les estimations de Cooke et coll. (le présent ouvrage)

Année	Population totale au vol d'automne (million) (N)	Total des prises <sup>a</sup> (millions)	Taux de croissance annuelle
1998	8,87	1,41	
1999	8,33	1,41	0,94
2000	7,72	1,41	0,93
2001	7,01	1,41	0,91
2002	6,20	1,41	0,88
2003	5,28	1,41	0,85
2004	4,21	1,41	0,80
2005	3,00		0,71
<b>1997 taux de prises<sup>b</sup></b>			
2005	3,00	0,25	
2006	3,11		1,037
<b>Prises réajustées<sup>c</sup></b>			
2005	3,00	0,34	
2006	3,00		1,00

<sup>a</sup> L'estimation de 1,41 million provient de  $0,8 \times C$ , où 0,8 représente le taux de récupération et C est :

$$C = \frac{N_i \phi^{i-1} - N_{i+1}}{\sum_{j=1}^i \phi^{j-1} \lambda^j}$$

où :

$N_i = 8,87$  million

$N_{i+1} = 3,00$  million

$i = 7$

$\lambda = 1,037$

$\phi = 1 + [(0,73 \times 0,0915) / 0,635]$

où :

0,73 représente la proportion d'adultes dans le vol d'automne

0,0915 représente le taux de réussite estimé des chasseurs à partir des prises de 1997 et du vol d'automne

0,635 représente la proportion d'adultes dans les prises (correspond au rapport immatures-adultes de 0,575 dans les prises déterminé par Cooke et coll. [le présent ouvrage])

<sup>b</sup> Si le nombre de prises de 2006 est réduit au taux associé au nombre de prises de 1997, la population augmentera.

<sup>c</sup> Si le nombre de prises est réajusté à l'aide de l'approche du nombre fixe, la population n'augmentera pas.

de la créance hypothécaire. Pour comparer les projections réalisées au moyen de cette méthode avec une méthode basée sur un taux fixe de réduction, nous notons que notre exemple correspond à un taux de réduction annuel fixe qui revient à 14,5 % ( $\lambda = 0,857$ ). En utilisant le taux de survie annuel cible correspondant chez la population adulte de 0,725 tiré de Rockwell et coll. (1997) et les mêmes estimations de Cooke et coll. (le présent ouvrage), le total des prises nécessaire la première année en vertu d'un programme à taux fixe est de 2,12 millions – une valeur plus élevée de 50 % que ce qui est requis avec la méthode du nombre fixe.

Il est important de souligner que notre méthode atteint la taille de population cible de 3 millions d'ici 2005 à l'aide d'un nombre total déterminé d'oies dans les prises annuelles. Si le nombre de prises cesse d'être déterminé après la date cible et que les prises reviennent, par exemple, à un total basé sur le taux de prise qui existait avant le programme de réduction, alors la population recommencera à grandir au

taux original (tableau 1). Encore une fois, en utilisant les estimations du taux de prise de 1997 comme base de calcul, si nous réajustons les prises de 0,25 million à un total fixé de 0,34 million, la population n'augmente pas ( $\lambda = 1$ ). La petite taille de cet ajustement (0,09 million) démontre combien facilement la population du centre du continent peut être gérée à un niveau plus conforme à l'écosystème de l'Arctique *une fois que ces nombres sont réduits*. Ces petits nombres permettent aussi de voir comment la population aurait pu se mettre à croître en flèche. Les inconvénients des petits paiements sont rapidement traduits dans un capital augmenté et un intérêt composé produit rapidement. Une telle sensibilité extrême est une propriété inhérente des prises à nombre fixe et la raison pour laquelle les plans de gestion utilisant de telles stratégies doivent être surveillés attentivement (voir p. ex., Cooch et coll., à l'examen). Nous remarquons qu'une surveillance attentive est aussi nécessaire pour les stratégies basées sur des taux fixes, comme l'ont expliqué Rockwell et coll. (1997).

Nous croyons que réduire la population d'Oies des neiges par un nombre fixe chaque année est une approche sensible étant donné qu'il y a un nombre relativement stable de chasseurs d'Oies des neiges qui chasseront un nombre relativement fixe de jours par année. De plus, nous croyons que ces chasseurs peuvent facilement atteindre un nombre annuel de prises de 1,41 million d'Oies des neiges. Durant la saison 1997–1998, avant toute saison spéciale ou que toute réglementation soit en vigueur, les chasseurs ont récolté 720 000 Oies des neiges du centre du continent, soit plus de 50 % du nombre cible. Des renseignements fournis par des représentants de la voie migratoire du Centre et du Mississippi indiquent que plus d'un million d'Oies des neiges ont été prises au cours de la saison 1998–1999, ce qui est remarquable étant donné que seulement 14 des 24 États et une province canadienne ont utilisé certaines des options spéciales qui sont devenues disponibles dans la seconde moitié de la saison de 1998–1999.

Nous sommes confiants que, devant l'occasion, les chasseurs peuvent facilement excéder le nombre cible de prises de 1,41 million d'Oies des neiges, particulièrement durant plusieurs des premières années de cette entreprise. À noter que nos excès de prises durant les premières années réduisent le besoin d'abattre autant d'oiseaux les années suivantes (analogie aux paiements « supplémentaires » effectués sur une créance hypothécaire). De telles économies proviendront aussi du biais adulte dans le nombre de prises qui semble se produire, du moins au début, en utilisant des appeaux électroniques (A. D. Afton, comm. pers.) ou qui devrait se produire au cours des années de faible productivité. L'augmentation des prises commencera non seulement à régler le problème, mais elle fournira aussi une partie des données essentielles à la surveillance de la population du centre du continent. Nous devons maintenant nous concentrer sur les divers projets de recherche qui sont nécessaires pour évaluer notre première tentative de gérer une population surabondante de sauvagine et pour améliorer nos estimations de ces variables démographiques. Il y a beaucoup à apprendre au sujet des écosystèmes de l'Arctique, de la dynamique de l'Oie des neiges, du comportement de l'Oie des neiges et de la chasse. Faisons donc nos paiements et réglons ce prêt hypothécaire!

## Remerciements

Nous sommes reconnaissants envers George Barrow-clough, Evan Cooch et Gançalo Ferraz pour les discussions que nous avons eues.

## Ouvrages cités

- Abraham, K. F. et R. L. Jefferies.** 1997. High goose populations: causes, impacts and implications. Pages 7–72 in B. D. J. Batt (éd.), Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Publication spéciale du Projet conjoint sur les oies de l'Arctique, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, et le Service canadien de la faune, Ottawa.
- Batt, B. D. J. (éd.).** 1997. Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Publication spéciale du Projet conjoint sur les oies de l'Arctique, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, et Service canadien de la faune, Ottawa.
- Caswell, H.** 1989. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 328 p.
- Cooch, E. G., J.-D. Lebreton et F. Cooke.** The effects of age-structure on a constant harvest model – applications of a matrix modeling approach. *Journal of Wildlife Management* (à l'examen).
- Rockwell, R. F., E. G. Cooch et S. Brault.** 1997. Dynamics of the mid-continent population of Lesser Snow Geese: projected impacts of reductions in survival and fertility on population growth rates. Pages 73–100 in B. D. J. Batt (éd.), Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Publication spéciale du Projet conjoint sur les oies de l'Arctique, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, et le Service canadien de la faune, Ottawa.
- Tuljapurkar, S.** 1990. Population dynamics in variable environments. Springer-Verlag, New York.



## Publications hors série récentes

N° 47

Répartition et abondance des phoques dans la partie orientale de la mer de Beaufort. 1974-79, par Ian Stirling, Michael Kingsley, et Wendy Calvert. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/47F. Publ. en 1982.

N° 48

Le comportement alimentaire du caribou de Peary selon les conditions de la neige et de la glace du printemps, par F.L. Miller, E.J. Edmonds, et A. Gunn. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/48F. Publ. en 1982.

N° 49

Étude de quelques techniques importantes d'échantillonnage de la faune, par A.R. Sen. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/49F. Publ. en 1982.

N° 50

Réglementation intensive de la chasse aux canards en Amérique du Nord: but et réalisations, par Hugh Boyd. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/50F. Publ. en 1983.

N° 51

Dimension humaine de la chasse aux oiseaux-gibier migrateurs au Canada, par Shane A.D. Parker et Fern L. Filion. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/51F. Publ. en 1984.

N° 52

Éléments de la mortalité attribuable à la chasse chez le canard, par G.S. Hochbaum et C.J. Walters. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/52F. Publ. en 1984.

N° 53

Interprétation des relevés aériens d'oiseaux de mer: certains effets du comportement, par A.J. Gaston et G.E.J. Smith. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/53F. Publ. en 1984.

N° 54

Études sur les oiseaux aquatiques en Ontario, de 1973 à 1981, par S.G. Curtis, D.G. Dennis, et H. Boyd, eds. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/54F. Publ. en 1985.

N° 55

Prises déclarées de canards, d'oies et de bernaches au Canada et aux États-Unis de 1974 à 1982, par Hugh Boyd. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/55F. Publ. en 1985.

N° 56

La dynamique des populations de Huards à colliers (*Gavia immer*) et les eaux contaminées au mercure dans le nord-ouest de l'Ontario, par J.F. Barr. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/56F. Publ. en 1986.

N° 57

Le Goéland à bec cerclé en Ontario: une nouvelle espèce problème, par H. Blokpoel et G.D. Tessier. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/57F. Publ. en 1986.

N° 58

Les oiseaux de la vallée de Creston et du sud-est de la Colombie-Britannique, par R.W. Butler, B.G. Stashnoff, et E. McMackin. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/58F. Publ. en 1986.

N° 59

Estimation de la densité des oiseaux en mer et de la proportion des oiseaux en vol à partir des dénombrements effectués sur des transects de largeur indéterminée, par A.J. Gaston, B.T. Collins, et A.W. Diamond. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/59F. Publ. en 1987.

N° 60

Les dénombrements de populations reproductrices d'oiseaux aquatiques dans les provinces de l'Atlantique, par A.J. Erskine, éd. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/60F. Publ. en 1987.

N° 61

Dénombrement de Petites Oies blanches dans les îles Southampton et de Baffin, T.N.-O., en 1979, par A. Reed, P. Dupuis, et G.E.J. Smith. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/61F. Publ. en 1987.

N° 62

Étude des effets de l'acidification sur la faune aquatique au Canada: rapports entre la sauvagine et les niveaux trophiques de petits lacs du nord de l'Ontario, par D.K. McNicol, B.E. Bendell, et R.K. Ross. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/62F. Publ. en 1987.

N° 63

Bison ecology in relation to agricultural development in the Slave River lowlands, NWT, par H.W. Reynolds et A.W.L. Hawley (réd.)  
N° de catalogue CW69-1/63E. Publ. en 1987.

N° 64

Un modèle pour la simulation de la population de Grandes Oies blanches, par J. Gauvin et A. Reed. Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/64F. Publ. en 1987.

N° 65

The birds of the Fraser River delta: populations, ecology and international significance, par Robert W. Butler et R. Wayne Campbell.  
N° de catalogue CW69-1/65E. Publ. en 1987.

N° 66

Mortality of migratory barren-ground caribou on the calving grounds of the Beverly herd, Northwest Territories, 1981-83, par Frank L. Miller, Eric Broughton, et Anne Gunn.  
N° de catalogue CW69-1/66E. Publ. en 1988.

N° 67

Étude des effets de l'acidification sur la faune aquatique au Canada: les oiseaux lacustres et leurs habitats au Québec. par J.-L. DesGranges (réd.). Also available in English.  
N° de catalogue CW69-1/67F. Publ. en 1989.

N° 68

Studies of high-latitude seabirds. 1. Behavioural, energetic, and oceanographic aspects of seabird feeding ecology, par W.A. Montevecchi et A.J. Gaston (réd.).  
N° de catalogue CW69-1/68E. Publ. en 1991.

N° 69

Studies of high-latitude seabirds. 2. Conservation biology of Thick-billed Murres in the Northwest Atlantic, par A.J. Gaston et R.D. Elliot (réd.).  
N° de catalogue CW69-1/69E. Publ. en 1991.

N° 70

Les habitats côtiers du nord-est de la baie James, par N. Dignard, R. Lalumière, A. Reed, et M. Julien. Also available in English. N° de catalogue CW69-1/70F. Publ. en 1991.

N° 71

Key migratory bird terrestrial habitat sites in the Northwest Territories (2<sup>e</sup> éd.), par S.A. Alexander, R.S. Ferguson et K.J. McCormick. N° de catalogue CW69-1/71E. Publ. en 1991.

N° 72

Atlas of pelagic birds of western Canada, par K.H. Morgan, K. Vermeer et R.W. McKelvey. N° de catalogue CW69-1/72E. Publ. en 1991.

N° 73

Le Huart à gorge rousse comme indicateur de la qualité de l'environnement, par D. Lynne Dickson. Also available in English. N° de catalogue CW69-1/73F. Publ. en 1992.

N° 74

Aerial radio-tracking of Whooping Cranes migrating between Wood Buffalo National Park and Aransas National Wildlife Refuge, 1981-84, par E. Kuyt. N° de catalogue CW69-1/74E. Publ. en 1992.

N° 75

The ecology, status, and conservation of marine and shoreline birds on the west coast of Vancouver Island, par K. Vermeer, R.W. Butler et K.H. Morgan (réd.). N° de catalogue CW69-1/75E. Publ. en 1992.

N° 76

Declines in Canadian amphibian populations: designing a national monitoring strategy, par C.A. Bishop, K.E. Pettit (réd.). N° de catalogue CW69-1/76E. Publ. en 1992.

N° 77

Studies of high-latitude seabirds. 3. A model of the energy demands of the seabirds of eastern and Arctic Canada, par A.W. Diamond, A.J. Gaston et R.G.B. Brown (révisé par W.A. Montevecchi). N° de catalogue CW69-1/77E. Publ. en 1993.

N° 78

Historical review of water bird populations and annotated list of water birds associated with Burlington Bay, Lake Ontario, 1857-1990, par M.B. Gebauer, R.Z. Dobos et D. Vaughn Weseloh. N° de catalogue CW69-1/78E. Publ. en 1993.

N° 79

Hydrological classification of Canadian prairie wetlands and prediction of wetland inundation in response to climatic variability, par Ming-ko Woo, Robert D. Rowsell et Robert G. Clark. N° de catalogue CW69-1/79E. Publ. 1993.

N° 80

Monitoring Thick-billed Murre populations at colonies in northern Hudson Bay, 1972-92, par A.J. Gaston, L.N. de Forest, G. Gilchrist, et D.N. Nettleship. N° de catalogue CW69-1/80E. Publ. en 1994.

N° 81

Colonies and numbers of Ross' Geese and Lesser Snow Geese in the Queen Maud Gulf Migratory Bird Sanctuary, par R.H. Kerbes. N° de catalogue CW69-1/81E. Publ. en 1994.

N° 82

The 1991 International Piping Plover Census in Canada, par S.P. Flemming (réd.). N° de catalogue CW69-1/82E. Publ. en 1994.

N° 83

The abundance and distribution of estuarine birds in the Strait of Georgia, British Columbia, par R.W. Butler et K. Vermeer, eds. N° de catalogue CW69-1/83E. Publ. en 1994.

N° 84

Wintering populations of Lesser Snow Geese and Ross' Geese in the Northern Highlands of México, 1988-1990, par Bruce Turner, Roy Tomlinson, Raquel Leyva, et Pablo Dominguez. N° de catalogue CW69-1/84E. Publ. en 1994.

N° 85

Caspian Terns on the Great Lakes: organochlorine contamination, reproduction, diet, and population changes, 1972-91, par Peter J. Ewins, D.V. (Chip) Weseloh, Ross J. Norstrom, Karin Legierse, Heidi J. Auman, et James P. Ludwig. N° de catalogue CW69-1/85E. Publ. en 1994.

N° 86

The patient predator: foraging and population ecology of the Great Blue Heron *Ardea herodias* in British Columbia, par Robert W. Butler. N° de catalogue CW69-1/86E. Publ. en 1995.

N° 87

L'utilisation de divers habitats par les anatines en période de nidification : les îles du fleuve Saint-Laurent situées entre Montréal et Trois-Rivières, par Luc Bélanger et Denis Lehoux. Also available in English. N° de catalogue CW69-1/87F. Publ. en 1995.

N° 88

Examen des impacts environnementaux de la grenaille et des plombs de pêche en plomb au Canada, par A.M. Scheuhammer et S.L. Norris. Also available in English. N° de catalogue CW69-1/88F. Publ. en 1995.

N° 89

The colonial waterbirds of Great Slave Lake, Northwest Territories: an annotated atlas, par J. Sirois, M.A. Fournier, et M.F. Kay. N° de catalogue CW69-1/89E. Publ. en 1995.

N° 90

Utilisation des habitats côtiers du nord-est de la baie James par les canards, par Austin Reed, Réjean Benoit, Richard Lalumière, et Michel Julien. Also available in English. N° de catalogue CW69-1/90F. Publ. en 1996.

N° 91

Studies of high-latitude seabirds. 4. Trophic relationships and energetics of endotherms in cold ocean systems, par W.A. Montevecchi (réd.). N° de catalogue CW69-1/91E. Publ. en 1996.

N° 92

Utilisation des habitats côtiers du nord-est de la baie James par les bernaches, par Austin Reed, Réjean Benoit, Michel Lalumière. Also available in English. N° de catalogue CW69-1/92F. Publ. en 1996.

N° 93

The ecology, status, and conservation of marine and shoreline birds of the Queen Charlotte Islands, par K. Vermeer et K.H. Morgan (réd.). N° de catalogue CW69-1/93E. Publ. en 1997.

N° 94

King and Common eiders of the western Canadian Arctic, par D. Lynne Dickson (réd.). N° de catalogue CW69-1/94E. Publ. en 1997.

N° 95

Monitoring bird populations: the Canadian experience, par Erica H. Dunn, Michael D. Cadman, et J. Bruce Falls (réd.). N° de catalogue CW69-1/95E. Publ. en 1997.

N° 96

Winter distributions of Thick-billed Murres from the eastern Canadian Arctic and western Greenland in relation to age and time of year, par G.M. Donaldson, A.J. Gaston, J.W. Chardine, K. Kampp, D.N. Nettleship, et R.D. Elliot. N° de catalogue CW69-1/96E. Publ. en 1997.

N° 97

Shorebird migration and staging at a large prairie lake and wetland complex: the Quill Lakes, Saskatchewan, par Stuart A. Alexander et Cheri L. Gratto-Trevor. N° de catalogue CW69-1/97E. Publ. en 1997.

N° 98

Distribution, survival, and numbers of Lesser Snow Geese of the Western Canadian Arctic and Wrangel Island, Russia, par Richard H. Kerbes, Katherine M. Meeres, et James E. Hines (réd.). N° de catalogue CW69-1/98E. Publ. en 1999.

N° 99

Breeding ecology of the Horned Grebe *Podiceps auritus* in subarctic wetlands, par Michael A. Fournier et James E. Hines. N° de catalogue CW69-1/99E. Publ. en 1999.

N° 100

Behaviour and ecology of sea ducks, par R. Ian Goudie, Margaret R. Petersen et Gregory J. Robertson (éds.). N° de catalogue CW69-1/100E. Publ. en 1999.

N° 101

Assessment of bird populations in the Rasmussen Lowlands, Nunavut, par Victoria H. Johnston, Cheri L. Gratto-Trevor et Stephen T. Pepper. N° de catalogue CW69-1/101E. Publ. en 2000.